ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 72

10

ОКТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *М. В. Едемская* и *В. В. Крайнева*

Сдано в набор 8.07.87. Подписано к печати 12.10.87. М-17276. Формат бумаги 70×108[1]/[16].
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.60.
Усл. кр.-отт. 13.05. Уч.-изд. л. 15.18. Тираж 2248. Тип. зак. 1716.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.524

Б. Н. Норин

ЦЕНОЯЧЕЙКА, СИНУЗИЯ, ЦЕНОМ, РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО — ПРОБЛЕМНЫЕ ВОПРОСЫ ТЕОРИИ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

B. N. NORIN. COENOCELL, SYNUSIA, COENOME, PLANT COMMUNITY — DEBATABLE QUESTIONS OF PHYTOCOENOLOGY THEORY

> Центральной проблемой всей геоботаники . . .является понятие о растительном сообществе, или фитоценозе.
>
> *А. А. Корчагин* (1968 : 8)

Рассматривается содержание основных материальных фитоценотических систем (ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество) — их элементы и системообразующие ценотические взаимоотношения.

В предыдущей статье (Норин, 1987) я обратил внимание на то, что в настоящее время назрела необходимость обсуждения основных теоретических положений фитоценологии. Это вызвано не только выходом в свет ряда публикаций Б. М. Миркина (1984, 1985а, б, 1986) и монографии В. И. Василевича (1983), в значительной мере ревизующих основы отечественной классической фитоценологии, но и тем, что полученный геоботаниками в последние десятилетия громадный фактический материал, нередко не укладывающийся в рамки существующей теории, толкал их на разработку отдельных теоретических положений фитоценологии, часто без связи с общей системой ее понятий. Все это требует рассмотрения основ фитоценологии с современных позиций и именно, как я считаю (так же как и Василевич, 1983), с позиций системной парадигмы (Мазинг, 1981). Однако мои исходные теоретические положения, как это показано было ранее, в корне отличаются от положений Василевича (1983) и Миркина (1985б), которые исходят из концепции континуума, а я же — из концепции дискретности растительного покрова, свойственной классической отечественной фитоценологии. В предыдущей статье были обсуждены некоторые понятия теории фитоценологии с этих позиций (фитоценотическая система, ценотические отношения, фитогенное и ценогенное поля) и я предложил считать материальной фитоценотической системой группу совместно произрастающих растений, между которыми существуют ценотические отношения, а ценотическими системообразующими отношениями растений в материальных системах — топические отношения, при которых одни растения трансформируют среду в такой степени, что это влияет на состав или обилие (массу, количество особей) других растений. Фитогенные и ценогенные поля — это пространство, в пределах которого проявляются ценотические системообразующие отношения отдельных особей растений или их групп в материальных фитоценотических системах разных уровней. Сейчас исходя из данных определений проанализируем основные материальные фитоценотические системы, какими предварительно будем считать ценоячейку, синузию, растительное сообщество и некоторые другие.

Ценоячейка

Начнем рассмотрение с понятия «ценоячейка», выдвинутого и обоснованного В. С. Ипатовым (1966 : 60), как группы растений, «между которыми имеются индивидуальные пищевые непосредственные взаимодействия (через среду). . . В нее входят все растения, связанные непосредственными пищевыми взаимодействиями с каким-либо одним растением. . . Ценоячейка простирается в том объеме, в каком осуществляется это взаимодействие, а границы ее определяются крайними растениями, которые еще связаны с центральным. . . Число ценоячеек соответствует числу растений способных быть центрами ценоячеек» (разрядка моя. — *Б. Н.*). Позднее Ипатов (1971 : 10, 16, 17) внес уточнение в понимание ценоячейки, подчеркнув, что это — группа растений одного вида или одной экобиоморфы, принадлежащих к одному ярусу. Данное уточнение очень существенно для понимания ценоячейки, так как хотя оно и было отражено в примерах, приведенных в работе 1966 г., но отсутствовало в определении ценоячейки, что привело многих исследователей к иному ее толкованию, несовместимому с пониманием ее как элементарного фитоценотического образования.

Необходимо обратить внимание на некоторые особенности ценоячейки по Ипатову. Взаимодействия растений в ней осуществляются по горизонтали (у сосудистых главным образом через корневые системы); в каждой ценоячейке имеется центр-растение, оказывающее наибольшее влияние на соседей, т. е. эдификатор ценоячейки; границы ценоячейки определяются «крайними растениями, которые еще связаны с центральным» (Ипатов, 1971 : 13), или «зоной влияния наиболее мощной особи» (там же : 14).

Значительную неопределенность в понятие ценоячейки внесли В. Д. Александрова (1969 : 23, 24), А. А. Ниценко (1971 : 63) и поддержавший их А. А. Корчагин (1976 : 214, 215). Ниценко выдвинул понятие «ниша взаимовлияний», отнеся к последней участки растительного покрова,[1] «локально ограниченные ячейки, в пределах которых практически каждое растение влияет на каждое» (1971 : 61), и отождествил нишу взаимовлияний и ценоячейку. На первый взгляд кажется, что он произвел лишь некоторое уточнение понимания ценоячейки, на самом же деле ниша взаимовлияний относится совсем к другому образованию. Так, если ограничить нишу взаимовлияний, как и ценоячейку по Ипатову, растениями одного яруса, то ее объем будет меньше ценоячейки, так как у последней каждое растение не влияет на каждое — крайние растения ценоячейки взаимодействуют с центральным, но друг на друга могут непосредственно и не влиять. Однако данное различие ценоячейки и ниши взаимовлияния несущественно и даже могло быть полезным при практическом выделении данных ячеек общественной жизни растений. Существенно другое, а именно то, что в нишу взаимовлияний как участка растительного покрова по Ниценко входят растения всех ярусов. Но такое образование является уже более сложным, чем ценоячейка, оно не будет элементарным. Пример тому — ниша взаимовлияний дерева со всеми находящимися в поле его влияния растениями травяно-кустарничкового и моховолишайникового ярусов, которые образуют в этой нише массу своих ценоячеек, а если к тому же учесть, что каждое дерево образует нишу вместе с группой влияющих друг на друга («каждое на каждое») деревьев, то становятся ясными сложность и неэлементарность ниши взаимовлияний как ценотической системы, ее сложение в многоярусном покрове из многих ценоячеек. Ниша взаимовлияний будет совпадать с ценоячейкой лишь в одноярусных группировках, но это является исключением, а не всеобщностью в растительном покрове. Кроме того, при рассмотрении ниш взаимовлияний по Ниценко выявляется противоречие, а именно то, что в них в большинстве случаев каждое растение не взаимодействует с каждым (а это — основной критерий ниши взаимовлияний). При-

---

[1] Ниценко (1971 : 64—66), так же как и А. П. Шенников (1934а, 1964), различает понятия «растительный покров» и «растительность», но придает им прямо противоположный смысл, т. е. считает, что растительность может состоять и из растительных сообществ, и из «фитоагрегаций», а растительный покров обязательно должен быть сомкнутым и состоять только из растительных сообществ (фитоценозов).

мер тому — та же ниша взаимовлияний дерева, внутри которой большинство растений нижних ярусов не взаимодействуют непосредственно друг с другом. Итак, во-первых, ниша взаимовлияний по Ниценко не аналогична ценоячейке по Ипатову, во-вторых, она не является элементарным фитоценотическим образованием и, в-третьих, это понятие внутренне противоречиво.

Проанализируем понимание ценоячейки Василевичем (1983). Он в принципе принимает понятие о ценоячейке, выдвинутое Ипатовым, но в дальнейшем, следуя за Ниценко, изменяет его. Василевич, так же как Ниценко, считает, что в ценоячейке каждое растение должно влиять на каждое, но, правда, далее дает разъяснение, что это влияние может быть не прямым, а опосредованным, осуществляемым через другие растения. Ценоячейка по Василевичу (1983 : 29) в многоярусном растительном сообществе становится уже многоярусным образованием, как и ниша взаимовлияний по Ниценко. Центр ее — наиболее крупное растение, каким является особь из верхнего яруса, объединяющая все растения в сфере своего влияния. Но это будет уже совершенно иное образование — его не назовешь ценоячейкой. Такое расширение понятия ценоячейки в корне изменяет анализ и толкование других ценотических систем в растительном покрове. Ценоячейка в таком понимании, как я уже говорил, не является элементарным фитоценотическим образованием, так как внутри такой ценоячейки в нижних ярусах существует большой набор своих ценоячеек. Данное многоярусное фитоценотическое образование в значительной степени близко к установившемуся в фитоценологии понятию «фрагмент растительного сообщества» с той лишь разницей, что фрагмент может охватывать участок большего или меньшего размера (в зависимости от целей исследования), тогда как ценоячейка по Василевичу ограничивается сферой влияния одного растения-центра из верхнего яруса. При анализе понимания ценоячейки по Василевичу встречаемся уже со следующим уровнем фитоценотических отношений — сложением материальных ценотических систем из элементарных, но также ценотических систем. Многоярусная ценоячейка по Василевичу — это ценотическая система, слагаемая элементами, какими являются одноярусные ценоячейки по Ипатову (как мы увидим далее, ценоячейка по Василевичу является даже еще более сложным образованием, элементами которого служат не только ценоячейки по Ипатову, но и синузии). Следует сказать, что такое образование заслуживает специальных рассмотрения и термина, но его нельзя назвать ценоячейкой. Это — растительный компонент индивидуальной консорции (Беклемишев, 1951; Корчагин, 1977), первого концентра В. В. Мазинга (1966), но не популяционной консорции (Раменский, 1952; Лавренко, 1959а). Такое образование является уже «ценомолекулой» в отличие от «ценоатома»-ценоячейки.[2] Ипатов (1971) называет его ценомом, а не ценоячейкой.

Рассмотрим теперь понимание элементарной ценотической системы-ценоячейки с моих позиций. Ценоячейки по Ипатову слагаются растениями одного вида или одной экобиоморфы, принадлежащих к одному ярусу. Но для того чтобы осуществлялись индивидуальные топические непосредственные взаимодействия растений, необязательна их принадлежность к одному виду или одной экобиоморфе, так как такие взаимодействия могут осуществляться почти между любыми растениями. В то же время для того, чтобы ценотическое образование было элементарным, простейшим (каким и должна быть ценоячейка), необходима принадлежность растений к одному морфологическому ярусу. При разных размерах растений, принадлежности их к разным морфологическим ярусам ценоячейка перестанет быть элементарным образованием, так как объединит уже отдельные крупные растения с ценоячейками более мелких растений, — в сфере влияния крупной особи, имеющей большое фитогенное поле, окажется ряд ценоячеек другого яруса. Эти положения я уже рассмотрел ранее при анализе взглядов на ценоячейку Александровой, Ниценко, Корчагина и Василевича.

Из приведенного рассмотрения следует, что растения одной ценоячейки могут принадлежать к разным видам и экобиоморфам, но они должны иметь

---

[2] Александрова (1969) назвала молекулой растительного покрова ценоячейку, но следует помнить, что ее ценоячейка соответствует ценому по Ипатову.

размеры одного порядка, т. е. принадлежать к одному морфологическому ярусу. При таком понимании ценоячейки, казалось бы, она часто может быть неоднородной и очень сложной по составу и структуре, так как будет состоять из очень разных элементов (растений разных видов и экобиоморф), имеющих разный характер связей. Однако как ценотическая система она обладает определенной однородностью в связи со следующим. Ценоячейка всегда «организована» растением-центром, эдификатором ценоячейки, в фитогенном поле которого находятся подчиненные элементы-растения. Сила топического влияния центра на другие растения может быть разной, но она больше, чем у других растений, и, конечно, всегда должна превышать «порог» ценотического, системообразующего воздействия, иначе данное образование не будет ценотической системой-ценоячейкой (см. критерии ценотических систем — Норин, 1987). В связи с этим в ценоячейке в пределах фитогенного поля центральной особи существует относительно однородное ценогенное поле, определяемое в основном центральным растением-эдификатором, хотя другие растения, которые могут принадлежать к разным экобиоморфам, несомненно накладывают свой отпечаток на особенности ценогенного поля. Центр-эдификатор ценоячейки определяет тип ценотического воздействия в пределах его фитогенного поля. Смена центрального растения другим, принадлежащим иному виду или экобиоморфе, может привести к смене типа ценоячейки, тогда как смена подчиненных растений ведет лишь к иному варианту данного типа. При определении типов ценоячеек необходимо иметь в виду, что изменение среды разными растениями не бесконечно разнообразно, что существуют определенные типы воздействий растений друг на друга (к растениям с такими типами воздействий в значительной мере относятся «ценотически родственные виды» — Ипатов, 1971 : 13; Ипатов, Кирикова, 1980 : 473; «ценотипы» — Норин, 1979 : 104) и определенные типы реакций растений на воздействия. Василевич (1966, 1983) и Миркин с соавторами (1968) говорят, что растение определенного вида может не различать воздействия ряда других видов, а будет одинаково реагировать только на определенные их типы. По-видимому, существование таких типов объясняется не сходным по всем параметрам изменением среды разными растениями, а тем, что одинаково трансформируется до ценотического порога ряд параметров-минимумов (в этом плане важны работы К. А. Куркина (1966, 1984 и др.), а также заключение Александровой (1965) о существовании переломных точек в изменении прямодействующих экологических режимов), причем, вероятно, сходные типы влияний растений разных видов на изменение среды могут существовать лишь в определенном диапазоне экологических условий, в иных условиях типы влияний могут различаться. Данный вопрос еще очень мало исследован, однако фитоценологи в последние годы очень близко подходят к его принципиальному решению (см., например, Смирнова, 1980, 1983). «Ценотически родственные виды», скорее всего, будут находиться среди растений близких экобиоморф, относящихся к одному ярусу. Таким образом, ценоячейка может состоять из растений разных видов и экобиоморф (принадлежащих к одному ярусу), но в связи с организующей ролью своего центра будет обладать определенной ценотической однородностью. Тип ценоячейки зависит от «ценотипа» ее центра.

Я считаю существенным вопрос о границах ценоячеек. Ипатов говорит, что подчиненные особи ценоячейки могут быть одновременно элементами соседних ценоячеек. Но с этим нельзя согласиться. В настоящее время мы еще не можем определять силу воздействия одних растений на другие, но несомненно, что методы установления относительной степени влияния разных особей могут быть разработаны, пример тому — исследования С. Ф. Котова (1982, 1983). Сейчас же a priori возможно утверждать, что каждая особь относится лишь к одной ценоячейке и именно к той, центральное растение которой оказывает на нее наибольшее влияние по сравнению с центрами соседних ценоячеек, хотя различие влияний может быть очень небольшое. Исходя из данных положений ценоячейка в растительном покрове является и функционально, и пространственно обособленным образованием.

Итак, констатирую, что ценоячейку следует рассматривать как группу растений, принадлежащих к одному морфологическому ярусу, которые имеют

индивидуальные топические непосредственные взаимодействия с центральным растением. Не каждое растение является центром своей ценоячейки, не каждое способно быть центром. Лишь наиболее мощно развитые растения являются «организаторами», эдификаторами ценоячеек, их центрами, остальные элементы подчинены им. Является ли ценоячейка ценотической системой? Несомненно — да, так как в ней существуют ценотические отношения растений. Ц е н о я ч е й к а — э т о э л е м е н т а р н а я м а т е р и а л ь н а я ф и т о ц е н о т и ч е с к а я с и с т е м а, так как более простых ценотических образований нет. Элементами данной системы являются отдельные растения, структура же этой системы — топические отношения элементов-растений.

Если на какой-либо площади близко растущие растения ценотически не влияют друг на друга, то тут фитоценотической системы нет, это — агрегация, неопределенная группировка.

При анализе ряда типов растительного покрова, например лугового, возникают определенные трудности в установлении ценоячеек, так как у растений многих жизненных форм невозможно выделить отдельные особи, а также и потому, что у растений некоторых жизненных форм фитогенные поля приобретают полицентрический характер (Уранов, 1965), при котором ценоячейки имеют специфические, полидоминантные формы. Это положение перекликается с так называемыми группами доминирования (Миркин, 1970), с понятием «диффузной конкуренции» (Василевич, 1983; Миркин, 1985б), с «давлением перенаселенности» (Куркин, 1973), с «компактным клоном» (Жукова, Заугольнова, 1985), а также с высказыванием В. С. Ипатова и Л. А. Кириковой (1985 : 893) о том, что «среди трав эдификаторами может быть только часть видов и по преимуществу на у р о в н е к о л л е к т и в о в» (разрядка моя. — *Б. Н.*). Интересную мысль, связанную с этими положениями, высказывает по поводу ценоячеек на лугах К. М. Порк (1974 : 113): «Можно предполагать, что ценоячейки состоят из видов взаимно дополняющих друг друга при использовании условий среды или же по меньшей мере состоят из видов, конкурентные отношения между которыми выражены менее резко, чем с остальными видами данного фитоценоза».

Возвращаясь к анализу ценоячейки, нужно отметить, что она в растительном покрове иногда существует изолированно от других ценоячеек (в экстремальных условиях существования, на вновь обнажающихся субстратах — речных отмелях, лавовых полях, терриконах и т. п.), но обычно входит в более сложные образования. Необходимо рассмотреть, будут ли эти более крупные образования материальными ценотическими системами, т. е. системами, имеющими ценотические отношения элементов, или же это будут, как считает Василевич (1983), абстрактные системы с отношениями элементов, имеющими иной характер.

Создание более сложных, чем ценоячейка, образований в растительном покрове в дальнейшем происходит по двум направлениям, одно из которых — создание одноярусного образования из соседствующих ценоячеек, а второе — создание многоярусного образования из ценоячеек разных ярусов.

Синузия

Рассмотрим возникновение более сложных, чем ценоячейка, образований, происходящее при взаимодействии ценоячеек одного яруса.

Как я уже говорил ранее, материальными ценотически организованными группировками растений создается ценогенное поле, состоящее из внутренней и внешней частей. Внутренняя часть ценогенного поля ценоячейки ограничивается фитогенным полем ее особи-центра; внешняя часть — область синергического (группового) ценотического воздействия растений ценоячейки на соседние растения. Во внутренней части ценогенного поля существуют ценотические взаимодействия растений, определяемые главным образом растением-центром, эдификатором ценоячейки. Во внешней части поля существует групповое ценотическое воздействие ценоячейки на окружающие растения, характер которого определяется уже всем коллективом растений ценоячейки в це-

лом. Таким образом, во внутренней и внешней частях ценогенного поля характер взаимовлияния растений различен.

Центральные, эдификаторные растения соседних ценоячеек не конкурируют между собой, так как их фитогенные поля не налагаются; конкуренция между ними возникает лишь как временное явление по мере роста растений, увеличения размеров их фитогенных полей и укрупнения ценоячеек, при котором один из центров теряет свою эдификаторную роль и становится подчиненным элементом. Соседние ценоячейки взаимодействуют в случае наложения внешних частей их ценогенных полей, т. е. благодаря синергическому воздействию своих особей, при котором ценоячейка выступает как единое целое.

Синергический эффект при достижении им ценотически значимой силы ведет к созданию одноярусных материальных ценотических систем-синузий. Элементами системы-синузии, таким образом, являются не отдельные растения, а ценоячейки, системообразующими отношениями которых в синузии служат синергические топические взаимодействия, достигающие порога ценотических влияний. Эта система может иметь разную протяженность, определяемую не только размерами и биологическими особенностями образующих ее растений, но и условиями среды, в диапазоне которых она может существовать, а границы ее проходят там, где появляются иные элементы и где меняется характер взаимодействия элементов. Синузия несомненно является материальной системой, так как состоит из материальных элементов-ценоячеек, имеющих ценотические взаимодействия, присущие лишь материальным объектам. Конечно, в такой более или менее протяженной ценотической системе связи между удаленными друг от друга ценоячейками могут быть чрезвычайно слабыми и даже могут практически отсутствовать, но ведь в системах совершенно не обязательна связь каждого элемента с каждым (системологи в таких случаях выделяют дискретный тип систем, см.: Малиновский, 1970). Синузия, создавая так же, как и ценоячейка, свое ценогенное поле (изменяя внутри себя и в некотором окружении свойства среды), выступает в связи с этим как целостный элемент в более крупных системах. Это ее свойство Василевич (1983 : 44) отрицает, как и то, что синузия состоит из ценоячеек (правда, как мы видели выше, он исходит из другого понимания ценоячейки). Конечно, структура синузии как более или менее целостного образования, свойства ее ценогенного поля требуют еще внимательного изучения, так же как и синергические влияния других коллективов растений.

Наряду с синергическими влияниями ценоячеек существуют и индивидуальные взаимодействия подчиненных растений соседних ценоячеек. В зависимости от видового состава ценоячеек создаются системы-синузии разного рода, разного порядка.

Если ценоячейки состоят из растений одного вида (или ценотически родственных видов), взаимодействие подчиненных особей соседних ценоячеек не изменяет характера отношений последних — создается одноярусная гомогенная одновидовая система-синузия 1-го порядка.

Если же центры-эдификаторы соседних ценоячеек принадлежат к одному виду (или ценотически родственным видам), а подчиненные им растения — к другим, повторяющимся в ценоячейках, возникает сложная сеть связей между ценоячейками. В этой сети, как и в предыдущем случае, основное системообразующее значение имеет синергическое топическое влияние ценоячеек в целом, тип которого определяется их эдификаторами. Благодаря этому создается единое однотипное ценогенное поле многих ценоячеек, нарушаемое на стыках ячеек взаимодействиями подчиненных растений, вносящих свою специфику в общий однотипный фон взаимодействий. Такое образование по внутренним взаимовлияниям будет относительно гомогенным в связи с существованием общего, группового ценогенного поля однотипных элементов-ценоячеек. Это образование — одноярусная многовидовая система-синузия 2-го порядка, тип влияния внутри и вне которой определяется единым видом-эдификатором. Границы такой системы-синузии будут определяться сменой набора элементов и вместе с этим изменением характера их взаимодействий. Элементы будут иными, если даже центры ценоячеек останутся прежними, но сменятся подчиненные виды. Ранее я уже отмечал, что в этом случае, хотя тип взаимодей-

ствий сохраняется, возникают варианты типа. Данное явление находит отражение в классификации синузий — тип взаимодействий, выражающийся в господстве одного вида-эдификатора, выделяется как унион, а варианты типа, имеющие в ценоячейках различный набор подчиненных видов, рассматриваются как соционы (Норин, 1979).

Если же центры-эдификаторы соседних ценоячеек принадлежат к разным, ценотически неродственным видам, топическое влияние соседних ценоячеек будет разнотипным. Такое образование ввиду наличия ценотических взаимодействий его элементов-ценоячеек также является ценотической системой, но в связи с разнотипностью ценоячеек (имеющих различные эдификаторы со своими специфическими топическими воздействиями) возникает интегральная (комплексная) система ценоячеек. Если ранее мы имели дело с тем, что на всем протяжении создаваемой ценоячейками системы возникало однотипное ценогенное поле, определяемое центрами-эдификаторами ценоячеек, то в данном случае внутри интегральной (комплексной) системы существует мозаика разных типов топических влияний ценоячеек. Границы такой интегральной системы проходят там, где меняется набор типов элементов-ценоячеек и в связи с этим изменяются и взаимодействия элементов. Это уже не синузия, это интеграция (комплекс) разнотипных ценоячеек. В настоящее время еще существуют практические трудности в различении того, синузия ли перед нами или интеграция ценоячеек, потому что мы не располагаем разработанными методами определения силы и характера взаимовлияний как отдельных растений, так и их групп.

Исходя из рассмотренных положений возможно констатировать, что система-синузия должна состоять из элементов-ценоячеек с центрами-эдификаторами из ценотически родственных видов и иметь перекрывающиеся ценогенные поля ценоячеек, благодаря чему синузия создает на всем своем протяжении в значительной мере однородную фитосреду. Ипатов и Кирикова (1986) подчеркивают, что в синузии создается комфорт «для себя», т. е. трансформация среды в благоприятную сторону для всей совокупности растений, входящих в синузию; в этом находит проявление целостность синузии. Естественно, что разные синузии преобразуют экологическую среду в различной степени в зависимости от эдификаторной мощности центров ценоячеек, в связи с чем играют разную роль в более крупных ценотических образованиях; что многие виды всегда являются только подчиненными в ценоячейках и поэтому не могут создавать «свои» синузии и что в разной экологической обстановке ценоячейки с однотипными центрами будут объединяться в отличающиеся синузии в зависимости от состава подчиненных видов. В случае же принадлежности центров соседствующих ценоячеек к ценотически неродственным видам создается не синузия, а интегральная система разнотипных ценоячеек. Необходимо обратить внимание на то, что синузия полного своего выражения достигает при определенном количестве ценоячеек, при меньшем же их числе создается лишь фрагмент синузии, полностью подверженный краевому влиянию соседних синузий иных типов и поэтому не отражающий в достаточной мере специфику «своего» типа. Необходимо также констатировать, что не всегда ценоячейки (как и синузии) образуют более крупную ценотическую систему, так как в некоторых крайних условиях среды они бывают разобщенными и остаются ценотически изолированными друг от друга, создавая территориальные образования-фитохоры типа семиагрегаций по Александровой (1981).

Данное понимание синузии в значительной мере аналогично первоначальному ее содержанию, вложенному в это понятие H. Gams (1918), и позднее развитому G. E. du Rietz (1930, 1936 и др.) и T. Lippmaa (1933, 1938 и др.). Это понимание синузии как одноярусной ценотически связанной и экологически однородной единицы нашло признание у большинства исследователей (см. обзоры воззрений на синузию: Трасс, 1964, 1970; Корчагин, 1976; Норин, 1979, и др.), хотя ряд геоботаников вслед за В. В. Алехиным (1935, 1951) до последнего времени отождествляют синузию с суммой растений одной или близких жизненных форм, уподобляя ее ценопопуляции (например, Марков, 1968; Быков, 1970, 1983; Гельтман, Маврищев, 1983). Приходится особо обращать внимание на данное толкование синузии, распространенное среди совре-

менных исследователей степей (Исаченко, Рачковская, 1961; Растительность европейской части СССР, 1980, и др.), чтобы не возникло недопонимания высказываемых мною положений. Широко еще распространен взгляд на синузию, развитый В. Н. Сукачевым (1931, 1934, 1938 и др.), согласно которому синузия может быть и многоярусным образованием. Данное воззрение рассмотрим далее, при анализе образований из ценоячеек разных ярусов. Василевич (1983 : 43—47) считает синузию только одноярусным образованием, но не признает ее материальной системой, не рассматривает как объединение ценоячеек и фактически отрицает ее роль в организации растительного сообщества. Еще дальше идет Миркин (1985б : 55), который говорит о «достаточно назойливом» понятии «синузия» и считает, что оно не нужно в современной фитоценологии.

Ценом

В растительном покрове параллельно с возникновением и нередко самостоятельным существованием одноярусных материальных фитоценотических систем (ценоячеек и синузий) идет образование более сложных многоярусных систем. Элементами этих систем являются не только ценоячейки и синузии, но во многих случаях еще и отдельные особи растений. Сочетание различных элементов создает большое разнообразие многоярусных растительных группировок в отношении их ценотической структуры и ценотического соподчинения одних элементов другим. Рассмотрим структуру лишь некоторых наиболее распространенных и типичных из них, на примере которых можно проследить принципы ценотического анализа растительного покрова.

По-видимому, наиболее удобно проследить создание фитоценотических систем, начиная с начальных стадий формирования растительных группировок на свободных субстратах. При первичном поселении растений на таких субстратах, когда их особи одиночны и обособлены друг от друга, т. е. при отсутствии между ними ценотических топических отношений, фитоценотической системы еще нет, это — агрегация, неопределенная группировка. Примеры таких группировок на Крайнем Севере были приведены в ряде работ (Норин, Китсинг, 1982; Норин, Китсинг и др., 1982; Чернядьева, 1983, Частухина, 1984, 1986). В некоторых местообитаниях, в крайних для существования растений условиях формирование растительных группировок может останавливаться на данной стадии.

Следующей стадией формирования растительного покрова является так называемая семиагрегация (Александрова, 1981), которая представляет собой уже более сложное образование из ценотически не связанных друг с другом, разделенных большими или меньшими пространствами с голым грунтом отдельных растений, ценоячеек и участков синузий. В целом эта группировка ввиду отсутствия ценотических топических отношений между ее частями не может считаться фитоценотической системой, отдельные же ее части — ценоячейки и синузии (или фрагменты синузий) — являются фитоценотическими системами, несмотря на то что масштаб их очень невелик. Семиагрегации также широко распространены в крайних для растений условиях существования, и развитие растительного покрова тоже иногда может останавливаться на этой стадии. Следует обратить внимание на то, что в данном случае и ценоячейки, и синузии существуют самостоятельно, вне растительного сообщества. И еще одно — в некоторых семиагрегациях образуются уже наногруппировки из растений разных размеров, разных жизненных форм, принадлежащих обычно к разным ярусам, например особь сосудистого растения с находящимися в сфере ее влияния особями, фрагментами синузий или синузиями мхов или лишайников. Такая группировка заслуживает особого рассмотрения.

Ранее я частично уже проанализировал подобное образование, которое было названо Александровой (1969), Ниценко (1971), Корчагиным (1976) и Василевичем (1983) ценоячейкой, хотя оно в значительной мере отвечает уже не ценоячейке, а ц е н о м у по Ипатову (1971). Это образование слагается из растения верхнего яруса со всеми находящимися в его фитогенном поле растениями нижних ярусов. Примеры такого образования — дерево с расположенными в его фитогенном поле отдельными растениями, ценоячейками и сину-

зиями кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, или же особь кустарника с находящимися в сфере его ценотического влияния растениями и группировками нижних ярусов, и т. п. Такое образование, выдел растительного покрова в случае ценотического топического воздействия растения верхнего яруса является материальной фитоценотической системой, но несомненно более сложной (за исключением некоторых редких случаев), чем ценоячейка или синузия. Отметим, что и Василевич (1983), произведя детальный анализ систем, также считает такое образование материальной фитоценотической системой. Элементами данной системы являются отдельные растения, ценоячейки и синузии; структура же этой системы — ценотические топические воздействия ведущего (эдификаторного) элемента верхнего яруса на растения и их группировки в нижних ярусах. Здесь необходимо еще раз подчеркнуть, что если влияние особи верхнего яруса не достигает ценотически значимой силы топического воздействия на нижние ярусы, она единой фитоценотической системы с растениями нижних ярусов не образует, однако при условии, что нижние ярусы также не оказывают на эту особь ценотического системообразующего воздействия. Такое влияние будет рассмотрено позднее, сейчас же необходимо решить вопрос, нельзя ли рассматривать ценом по Ипатову в качестве растительного сообщества, отвечает ли ценом сложившемуся в фитоценологии понятию фитоценоза (растительного сообщества)? [3]

Я считаю, что система-ценом не может рассматриваться как основная единица растительного покрова — фитоценоз. Основания для этого следующие. Такая система в растительном покрове обычно соседствует с другими системами такого же рода, и их ценоячейки верхнего яруса образуют синузию. В результате отдельные ценоячейки ведущего яруса, а вследствие этого и ценомы в целом находятся полностью под краевым воздействием соседних ценомов — их свойства и характеристики в значительной мере изменяются под влиянием топического воздействия окружающих ценомов. При раздельном обособленном от других ценомов такого же рода существовании этих простых систем их свойства и характеристики будут несколько иными. К примеру, состояние и развитие отдельного дерева с находящимися под его кроной другими растениями среди луговой растительности будут отличаться от такого же образования в лесу, т. е. среди других систем такого же рода. В данном случае я согласен с Василевичем (1983 : 42), когда он говорит, что «по одной ценоячейке (его ценоячейка соответствует ценому. — *Б. Н.*) не получить представления ни о ее составе, ни о силе взаимодействия видов. Совокупность ценоячеек, дающая достаточно полное представление об их составе и строении, о среде, в которой они обитают, о характере взаимоотношений компонентов и других сторонах их организации и жизнедеятельности, можно назвать растительным сообществом». Здесь нужно только оговорить, что по одному ценому нельзя получить представления о более крупной единице — растительном сообществе, но представление о строении и составе ценома, конечно, можно получить.

Растительное сообщество (фитоценоз)

Рассмотрим группировку, слагаемую из ценомов. В случае принадлежности эдификаторных растений (центров) соседних ценомов к одному виду или ценотически родственным видам и такой их сближенности, при которой их ценогенные поля перекрываются, ценоячейки верхнего яруса образуют синузию (это явление уже рассмотрено ранее). В таком случае под эгидой данной синузии создается материальная многоярусная фитоценотическая система. Ее элементами являются материальные объекты — ценомы и синузии. Сейчас трудно разделить в этой системе ценотическую значимость многоярусных образований — ценомов и одноярусных — синузий; необходимо проведение соответствующих исследований и направленных наблюдений.[4] Структура этой

[3] Я не разделяю понятия и термины «растительное сообщество» и «фитоценоз», считая, что такое разделение лишь вносит путаницу и в без того сложную терминологию фитоценологии. Большинство фитоценологов также считают их синонимами.

[4] В этом плане немаловажное значение имеет явление так называемой инкумбации ярусов, установленное и рассмотренное в свое время В. Б. Сочавой (1930), но не нашедшее в дальнейшем практического развития.

системы — ценотические топические системообразующие отношения, свойственные лишь материальным (не абстрактным) системам. Эта система дискретная (по определению Малиновского, 1970), т. е. такая, в которой связи между элементами осуществляются через среду. Границы данной системы будут определяться либо границами эдификаторной синузии, либо сменой набора синузий нижних ярусов, так как последнее будет свидетельствовать об изменении состава элементов, а вместе с этим об изменении характера их взаимодействий, т. е. о смене данной системы другой. Однако в этом случае возникает пока еще неясное положение о том, может ли одна синузия распространяться на две или несколько многоярусных фитоценотических систем, объединяя их в еще более крупную систему, или же это будет по каким-либо признакам уже не одна синузия.

В ряде случаев возможно создание растительной группировки при ценотической системообразующей роли синузий нижнего, приземного яруса, например мохового (синузия из ценотически родственных сфагновых мхов, имеющая достаточную протяженность, чтобы охватить ценоячейки и синузии подчиненных ей кустарничков и трав, см.: Боч, Мазинг, 1979). Это образование, конечно, также является материальной фитоценотической системой и в принципе не отличается от группировки с эдификаторной синузией в верхнем ярусе.

Такие группировки, в которых ведущий элемент представлен синузией, в наибольшей степени отвечают сложившемуся в фитоценологии понятию растительного сообщества (фитоценоза). В этом случае особенности растительной группировки будут проявляться в полной мере, т. е. растительное сообщество — это система ценомов, эдификаторные растения которых относятся к одному виду или к ценотически родственным видам и при этом образуют синузию (в данном плане сообщество должно рассматриваться и как система синузий). Ценом или небольшая группа ценомов являются лишь фрагментом фитоценоза, его частью с неполно выраженными свойствами целого. Данное понимание растительного сообщества не противоречит классическому отечественному его пониманию как совокупности растений на данной территории, находящейся в состоянии взаимозависимости (Сукачев, 1934, 1935, 1954, и др.; Шенников, 1934б, 1964; Лавренко, 1959б, 1964, и др.).

На первый взгляд, применение нашего подхода к растительности затрудняется при анализе степей, большинство из которых считаются одноярусными. В таком случае казалось бы, что данные степи необходимо относить не к фитоценозам, а к синузиям. Ранее мною (Норин, 1966) было показано, что одноярусный фитоценоз отличается от синузии тем, что эдификатор такого фитоценоза исключает существование растений других ярусов (например, мертвопокровный еловый или буковый лес), тогда как автономная синузия развита вне других синузий благодаря специфическим условиям местообитания, а не в связи с тем, что ее эдификатор исключает наличие других растений. Во многих случаях это положение относится к степям, имеющим сильные эдификаторы; в ряде случаев возможно, что одноярусность степей кажущаяся, так как ярусы в них морфологически «смазаны». Многоярусность строения и сложность горизонтальной структуры степей, в частности степей Монголии, очень хорошо показаны Н. П. Гуричевой (1986). То же самое можно сказать и в отношении лугов.

Но является ли растительное сообщество в таком его понимании материальной ценотической системой? Этот вопрос приходится ставить в связи с тем, что Василевич (1983), разделяя понятия «растительное сообщество» и «фитоценоз», не считает ни то, ни другое материальной системой. Он говорит, что «фитоценоз в общем случае — не система взаимодействующих растений, а контур» (1983 : 40), что это — абстрактная система, структура которой не ценотические топические отношения, а «отношения сходства и взаимного пространственного расположения» (1983 : 49), что «взаимоотношения между растениями. . . не связывают фитоценоз в единую материальную систему» (1983 : 37). Таким описанием фитоценоза он исключает его из объектов фитоценологии, так как ранее писал, что «фитоценотические объекты состоят из растений, объединенных определенными отношениями, которые мы назовем ценотическими» (1983 : 3), а ценотические же отношения — это топические отношения растений, свой-

ственные лишь материальным объектам. Выше я привел понимание Василевичем растительного сообщества как репрезентативного набора ценоячеек (ценомов), с которым можно было согласиться, если бы не другие его высказывания по данному вопросу в этой же работе (Василевич, 1983), вследствие которых растительное сообщество превращается в нечто неопределенное, так как «объединение соседних ценоячеек даст нам . . . элементарные контуры растительности» (да, это так. — *Б. Н.*) (1983 : 28), но по его же определению (1983 : 30) — это микрогруппировки, т. е. контуры меньшего размера, чем фитоценоз, меньше площади его выявления.[5] В результате из всего этого по Василевичу следует, что растительное сообщество как репрезентативный набор ценоячеек, как объединение соседних ценоячеек является контуром растительности — микрогруппировкой или частью фитоценоза, т. е. в конечном итоге также абстрактной системой.

Но является ли все же растительное сообщество (фитоценоз) материальной фитоценотической системой? Повторяя вновь доказательства, приведенные мною ранее, нужно ответить на этот вопрос положительно. Растительное сообщество представляет собой материальную группировку-систему, элементами которой служат ценомы и синузии и в которой эдификаторный элемент представлен синузией, а системообразующими отношениями являются ценотически значимые топические взаимодействия этих элементов и такое же одностороннее воздействие эдификатора. Подобные отношения могут существовать лишь в материальных, но не в абстрактных системах.

Несколько слов я вынужден сказать и о понимании фитоценоза Миркиным (1985б), который при его «прагматическом» подходе вообще отрицает существование системы-фитоценоза. Он, хотя и обвиняет Василевича в ортодоксальном (крайне континуалистском) подходе к растительному покрову, сам идет значительно дальше. Согласно его воззрениям, фитоценозов можно условно выделить столько, сколько существует исследователей, даже если последние предварительно достигнут договоренности о методах их выделения. Нельзя не видеть в таком понимании растительности абсолютного хаоса в теоретических установках Миркина. Крайняя непоследовательность Миркина видна, в частности, при анализе им объема фитоценоза на Севере, в тундре и лесотундре. Вначале он говорит, что с позиции прагматического понимания фитоценоза, развиваемого им, правы А. Е. Катенин (1972) и Н. В. Матвеева (1979), рассматривающие фитоценоз на Севере как участок растительного покрова мезоразмера (Миркин, 1985б : 46), а далее утверждает уже другое: «Для тундры и лесотундры, где вследствие действия мерзлотных факторов мелкомасштабная мозаичность развита особенно хорошо, . . . нет оснований объединять разные элементы мозаики в одно сообщество» (1985б : 57) и ниже — «понимать фитоценоз в „мезо-масштабе“ . . . это лишь упрощение (редукция) существующей картины» (1985б : 58). Нужно добавить еще и то, что теория фитоценологии для него — нечто ненужное, так как осложняет его прагматический подход к растительному покрову; он говорит, что «теоретически оправданное деление на фитоценозы и нефитоценозы крайне неудобно для работы в практике» (1985б : 46), что теория фитоценологии «усложнена и потому неудобна для работы» (1985б : 46) и т. д. По этому поводу можно сказать, что многие законы теоретической физики сложны для ботаников, но это не значит, что их нельзя применять практически, и точно так же, если для геоботаника кажутся слишком сложными некоторые закономерности в теории фитоценологии, это не значит, что их следует отбрасывать как ненужные.

Рассмотренные в данной и предыдущей статьях (Норин, 1987) вопросы еще не охватывают все основополагающие положения фитоценологии.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. К вопросу о выделении фитоценозов в растительном континууме. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 9, с. 1248—1259. — *Александрова В. Д.* Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Александрова В. Д.* Открытые растительные группировки

[5] Этому положению противоречит высказывание Василевича (1983 : 71), данное им далее, что «пространственно выраженной отдельностью, соответствующей ценоячейке растений, является фитоценоз», т. е. фитоценоз — это образование меньше микрогруппировки.

полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 636—649. — *Алехин В. В.* Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. — Сов. бот., 1935, № 5, с. 22—34. — *Алехин В. В.* Растительность СССР в основных зонах. 2-е изд. М.: Сов. наука, 1951. 512 с. — *Беклемишев В. Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951, т. 56, вып. 5, с. 3—30. — *Боч М. С.*, *Мазинг В. В.* Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 187 с. — *Быков Б. А.* Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 234 с. — *Быков Б. А.* Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1983. 215 с. — *Василевич В. И.* Учение о непрерывности растительного покрова. — Тр. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 27, с. 59—69. — *Василевич В. И.* Фитоценотические объекты как системы. — В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977, с. 5—14. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Гельтман В. С.*, *Мавришев В. В.* Типизация синузий лесного фитоценоза.— В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО (Донецк, 11—14 мая 1983 г.). Л.: Наука, 1983, с. 133—134. — *Гуричева Н. П.* Состав, сложение и сезонное развитие степных сообществ. — В кн.: Степи Восточного Хангая. М.: Наука, 1986, с. 53—88. — *Жукова Л. А.*, *Заугольнова Л. Б.* Введение. — В кн.: Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985, с. 3—9. — *Ипатов В. С.* О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1966, вып. 3, с. 56—62. — *Ипатов В. С.* Исследования структуры растительных сообществ: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Тарту, 1971. 55 с. — *Ипатов В. С.*, *Кирикова Л. А.* Функциональный подход к синузии. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 4, с. 470—477. — *Ипатов В. С.*, *Кирикова Л. А.* К вопросу о континууме и дискретности растительного покрова. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 7, с. 885—895. — *Ипатов В. С.*, *Кирикова Л. А.* Ценоэлементы в растительном покрове. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 5, с. 580—587. — *Исаченко Т. И.*, *Рачковская Е. И.* Основные зональные типы степей Северного Казахстана. — В кн.: Тр. Бот. ин-та. Сер. 3. Геоботаника, вып. 13, 1961, с. 133—397. — *Катенин А. Е.* Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. — В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 105—117. — *Корчагин А. А.* Некоторые важнейшие современные задачи изучения растительных сообществ. — В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука, 1968, с. 15—27. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 5. Л.: Наука, 1976, с. 7—320. — *Корчагин А. А.* Понятие о консорции. — В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977, с. 15—25. — *Котов С. Ф.* Метод количественной оценки эдификаторной роли вида. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 235—240. — *Котов С. Ф.* Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 39—48. — *Куркин К. А.* Факторы замкнутости луговых биогеоценозов. — Тр. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 27, с. 98—116. — *Куркин К. А.* Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 137—148. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 437—447. — *Лавренко Е. М.* О программе работ по изучению биокомплексов в Казахстане. — В кн.: Материалы I сессии Науч. совета по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959а, с. 27—32. — *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959б, с. 13—75. — *Лавренко Е. М.* Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1964, № 1, с. 32—46. — *Мазинг В. В.* Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов. — Тр. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 27, с. 117—127. — *Мазинг В. В.* Смена парадигм и проблема классификации в геоботанике. — В кн.: Флористические критерии классификации растительности: Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по классиф. растит. (Уфа, сент., 1981 г.). Уфа, 1981, с. 6. — *Малиновский А. А.* Теория структур и ее место в системных исследованиях. — В кн.: Системные исследования. 1970. М.: Наука, 1970, с. 10—22. — *Марков М. В.* Экспериментальное изучение агрофитоценозов. — В кн.: Вопросы экспериментального изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1968, с. 46—58. — *Матвеева Н. В.* Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 5—27. — *Миркин Б. М.* Узловые вопросы курса общей геоботаники. Уфа: Изд-во Баш. ун-та, 1970. 70 с. — *Миркин Б. М.* О парадигмах в фитоценологии. — Журн. общ. биологии, 1984, т. 45, № 6, с. 749—758. — *Миркин Б. М.* Смена представлений. — Знание — сила, 1985а, № 1, с. 17—19. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985б. 136 с. — *Миркин Б. М.* Что такое растительные сообщества? М.: Наука, 1986. 160 с. — *Миркин Б. М.*, *Ишбулатова Н. Г.*, *Денисова А. В.* О связи эдификаторов древесного яруса пойменных лесов Башкирии с травянистым ярусом и подлеском. — Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1968, т. 64, с. 50—54. — *Ниценко А. А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 184 с. — *Норин Б. Н.* Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 9, с. 1161—1174. — *Норин Б. Н.* О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 11, с. 1547—1563. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Норин Б. Н.*, *Китсинг Л. И.* Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 15—25. — *Норин Б. Н.*, *Китсинг Л. И.*, *Михайлова О. И.* и др. Растительность каменистых осыпей плато Путорана (Север Среднесибирского плоскогорья). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 12, с. 1609—1617. — *Порк К. М.* Исследование горизонтальной микроструктуры

лугов путем анализа межвидовых сопряженностей. — В кн.: Количественные методы анализа растительности (Материалы 4-го Всесоюз. совещ.). Уфа: Баш. фил. АН СССР, 1974, с. 111—114. — *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 2, с. 181—201. — Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с. — *Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н.* Анализ фитогенных полей некоторых травянистых растений. — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1983, с. 167. — *Смирнова О. В.* Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов европейской части СССР. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980, т. 85, вып: 5, с. 53—67. — *Смирнова О. В.* Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов (на примере равнинных широколиственных лесов европейской части СССР и липняков Сибири): Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1983. 27 с. — *Сочава В. Б.* Пределы лесов в горах Ляпинского Урала. — В кн.: Тр. Бот. музея АН СССР. М.; Л.; Изд-во АН СССР, 1930, вып. 22, с. 1—47. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд., доп. М.; Л.: Гос. изд-во сельскохоз. и колх.-кооп. лит., 1931. 328 с. — *Сукачев В. Н.* Что такое фитоценоз? — Сов. бот., 1934, № 5, с. 4—18. — *Сукачев В. Н.* Терминология основных понятий фитоценологии. — Сов. бот., 1935, № 5, с. 11—21. — *Сукачев В. Н.* Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 15—37. — *Сукачев В. Н.* Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. — В кн.: Вопросы ботаники. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 289—330. — *Сукачев В. Н.* О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 4, с. 476—486. — *Трасс Х. Х.* Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии. — В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1964, с. 82—111. — *Трасс Х. Х.* Ценоэлементы в растительных сообществах. — В кн.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М.: Наука, 1970, с. 184—193. — *Уранов А. А.* Фитогенное поле. — В кн.: Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1965, с. 251—254. — *Частухина С. А.* Открытые растительные группировки плато Путорана (северо-запад Среднесибирского плоскогорья). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1363—1370. — *Частухина С. А.* Структура растительности горных тундр плато Путорана: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1986. 22 с. — *Черндьева И. В.* Растительность горных тундр северо-запада плато Путорана. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 803—812. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с. — *Шенников А. П.* Выступление на дискуссии «Что такое фитоценоз?» — Сов. бот., 1934б, № 5, с. 24—27. — *Шенников А. П.* Что такое геоботаника? (К методологии геоботаники). — Бот. журн., 1934а, т. 19, № 4, с. 393—401. — *Du Rietz G. E.* Vegetationsforschung auf sozialanalitischer Grundlage. — Handb. biol. Arbeitsmeth., herausgegeben von E. Abderhalden. Berlin; Wien, 1930, Abt. 11, Bd 5, S. 293—480. — *Du Rietz G. E.* Classification and nomenclature of vegetation units 1930—1935. — Svensk bot. tidskr., 1936, Bd 30, Hf 3, S. 580—589. — *Gams H.* Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie von H. Gams. — Vierteljahrssch. Naturforsch. Ges. Zürich, 1918, Bd 63, S. 293—493. — *Lippmaa T.* Taimeühingute uurimise metoodika ja Eesti taimeühigute klassifikatsiooni põhijooni. — Loodusuurijate Seltsi Aruannetest, 1933, vol. 39, fasc. 1—2, p. 1—169. — *Lippmaa T.* Areal und Alterbestimmung einer Union (Galeobdolon—Asperula—Asarum—U.), sowie des Problems der Characterarten und der Konstanten. — Loodusuurijate Seltsi Aruannetest, 1938, vol. 44, fasc. 1—2, p. 1—152.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 7 IV 1987.

SUMMARY

Material phytocoenotical system is the group of plants growing together, with coenotical topical relations between them. When separate plants or their groups transform environment to such an extent that this influences the composition and abundance of other plants or their groups one can speak about system-forming coenotical relations. The latter can be seen within the limits of phytogenic and coenogenic fields of plants and their groups. Coenocell, synusia, coenome and plant community (phytocoenosis) are the main material phytocoenotical systems (in succession of their complication). Coenocell is the most simple system, composed of elements — individuals of one layer plants, wnich experience topical coenotical influence of a central individual within the limits of its phytogenic field. The elements of phytocoenotical systems of larger scales are composed of the elements belonging to the systems of the lower level interacting within the limits of their coenogenic fields. In addition to the centralized systems mentioned above, there are also integral (complex) phytocoenotical systems which will be analysed in the next paper.

УДК 582.677.1 : 778.317 : 581.331.2

Н. И. Габараева

УЛЬТРАСТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ ЛАМЕЛЛ ЭНДЭКЗИНЫ У *MANGLIETIA TENUIPES* (*MAGNOLIACEAE*) В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О НАЛИЧИИ ЭНДЭКЗИНЫ У ПРИМИТИВНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

N. I. GABARAYEVA. ULTRASTRUCTURE AND DEVELOPMENT OF LAMELLAE OF ENDEXINE IN *MANGLIETIA TENUIPES* (*MAGNOLIACEAE*) IN CONNECTION WITH THE QUESTION OF ENDEXINE EXISTENCE IN PRIMITIVE ANGIOSPERMS

Рассмотрен ранний посттетрадный период развития спородермы *Manglietia tenuipes*, в котором происходит одновременное образование подстилающего слоя эктэкзины и ламелл эндэкзины. Отмечен возможный источник происхождения ламелл и предшественников спорополленина для их окончательного формирования. Обсуждаются сложившееся в литературе противоречие в понятии «слой спородермы» и возникшая в связи с этим необходимость новых четких определений слоев спородермы с учетом современных онтогенетических и цитохимических данных. Разбираются точки зрения об отсутствии и наличии эндэкзины у примитивных покрытосеменных.

Примитивные покрытосеменные привлекают к себе внимание вследствие своего ключевого положения в филогенетической системе (Тахтаджян, 1987). Наши онтогенетические исследования связаны именно с этой группой и начаты с сем. *Magnoliaceae*, с его представителя *Michelia fuscata* (Габараева, 1986а, б). В данной статье приведены результаты изучения раннего посттетрадного периода развития спородермы у *Manglietia tenuipes* вслед за результатами изучения тетрадного периода (Габараева, 1987).

Материал и методика

Материал собран и зафиксирован в Батумском ботаническом саду. Фрагменты тычинок из бутонов разного возраста *Manglietia tenuipes* фиксировали в 3%-м растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере (pH 6.9 и 7.3) с добавлением сахарозы при комнатной температуре от 6 до 24 ч с постфиксацией 2%-м раствором OsO_4. Материал заливали в эпон; полученные на ультратоме LKB срезы изучали в микроскопе Tesla BS-500. Контрастирование срезов проводили уранил-ацетатом и цитратом свинца.

Результаты исследования

Посттетрадный период — ранняя стадия. В конце тетрадного периода наблюдается заложение протектума и простолбиков примэкзины, образующихся одновременно в радиально направленных просветах и на поверхности примэкзинового матрикса (табл. I, *1*).

После разрушения каллозной оболочки и освобождения микроспор в полость пыльника дальнейшее формирование и созревание экзины идут быстрыми темпами. Теперь, когда открыт доступ спорополленину (СП) тапетального происхождения, протектум и простолбики значительно утолщаются, образуя четкий рисунок типичной колумеллятно-тектатной экзины (табл. I, *2—5*),

который в дальнейшем теряет свою четкость вследствие сильного латерального роста столбиков. Кроме роста уже заложившихся частей экзины, на ранней посттетрадной стадии происходят ее качественные изменения: заложение подстилающего слоя эктэкзины и ламелл эндэкзины. На табл. I, *2* видны первая длинная заложившаяся ламелла эндэкзины и под ней строящаяся из фрагментов вторая ламелла. Границей между экт- и эндэкзиной является так называемая белая линия центральной ламеллятности (БЛЦЛ), идущая, видимо, непрерывно вдоль всей поверхности микроспоры (табл. I, *3*, *4*). В периплазматическом пространстве видны прямые и загнутые фрагменты мембран (табл. I, *2*, *5*), а у самой плазмалеммы — пузырьки с идентичной ей ограничивающей мембраной (табл. I, *4*, *5*). Первые 2 ламеллы эндэкзины более или менее параллельны друг другу (табл. I, *2*), а следующие — слегка волнистые и анастомозируют друг с другом (табл. I, *3*, *4*). Между столбиками экзины, а также в периплазматическом пространстве между формирующимися ламеллами эндэкзины лежит фибриллярно-гранулярное вещество (табл. I, *3—5*). В периферической цитоплазме, под плазмалеммой, видны отдельные цистерны эндоплазматического ретикулума (ЭР), лежащие перпендикулярно клеточной поверхности, а также свободные рибосомы (табл. I, *4*).

В более глубоких слоях цитоплазмы микроспор видны электронно-прозрачные вакуоли, пластиды со множеством гранул, имеющих на этой стадии негативный электронный контраст, и агрегаты ЭР типа кольчуги, занимающие значительную часть цитоплазмы микроспоры (табл. II, *1*). Часть цистерн этих агрегатов переходит в обычные неизвитые цистерны ЭР (табл. II, *1*). При большем увеличении микроскопа видно, что цистерны кольчужного ретикулума не только переходят в цистерны ЭР, но и отпочковывают пузырьки и короткие расширенные цистерны с электронно-плотным содержимым (табл. II, *2*); такое же вещество внутри цистерн кольчужного ретикулума. Митохондрии овальной или гантелевидной формы; цистерны диктиосом сильно изогнуты, образуя полусферы.

В области дистальной апертуральной борозды образуется складка оболочки микроспоры (табл. II, *1*). В апертурном районе в тетрадный период примэкзиновый матрикс и соответственно примэкзина не закладывались, в результате чего в этом месте эктэкзина представлена только подстилающим слоем (табл. II, *1*). Дистальная складка спородермы наблюдается у всех развивающихся микроспор и существует в течение всего посттетрадного периода до тех пор, пока увеличивающийся объем микроспоры не приводит к ее постепенному расправлению.

Обсуждение результатов

Описанный короткий промежуток онтогенеза спородермы *Manglietia tenuipes* является, однако, крайне важным для правильной трактовки структуры зрелой оболочки микроспоры, а она в свою очередь необходима для решения спорного вопроса о наличии эндэкзины у примитивных покрытосеменных. Дело в том, что в зрелых пыльцевых зернах примитивных покрытосеменных ламеллятная эндэкзина заметна плохо, иногда просматриваясь в виде тонких белых линий (Praglowski, 1974). Это привело к тому, что ряд авторов (Doyle et al., 1975; Walker, 1976) считают, что примитивные покрытосеменные лишены типичной эндэкзины, поскольку у них она либо неламеллятна, либо если ламеллы и есть, то только в апертурных районах. Отсюда последовала гипотеза о том, что эндэкзина утеряна при переходе от голосеменных к покрытосеменным, а затем возникла вновь, но уже с другой структурой (Doyle et al., 1975; Walker, 1976). Здесь уместно вспомнить справедливое замечание Т. Тэйлора: «Недостаток информации о том, как и когда закладываются слои развивающейся спородермы, всегда будет слабым местом в любой дискуссии, касающейся эволюции пыльцы и спор» (Taylor, 1982 : 50). В самом деле, наличие ламелл эндэкзины становится очевидным только при онтогенетическом исследовании, в процессе их формирования, причем ясно, что они расположены отнюдь не только в апертурных районах (табл. I в этой статье; Габараева, 1986а — у *Michelia fuscata*). Наблюдая заложение первой ламеллы эндэкзины, которую можно

назвать примордиальной (Nabli, 1975), мы, таким образом, видим важный момент онтогенеза спородермы: разделение эктэкзины от эндэкзины на морфогенетическом уровне. В дальнейшем, когда последующие ламеллы покрываются СП и спаиваются друг с другом, эта линия раздела остается видна благодаря светлому промежутку внутри примордиальной ламеллы — БЛЦЛ (по: Nabli, 1975); снаружи от нее остается гомогенный подстилающий слой эктэкзины, а изнутри образуется еще несколько ламелл эндэкзины. Последние некоторыми авторами рассматриваются как пальчатые ответвления примордиальной ламеллы (Nabli, 1975); у *Manglietia tenuipes* мы наблюдаем анастомозирование слегка волнистых ламелл друг с другом в ходе образования спаек при отложении на них СП. Анастомозирующие ламеллы встречаются в некзине различных растений, например у видов рода *Lilium* (Dickinson, Heslop-Harrison, 1971) или у примитивного сосудистого растения *Psilotum nudum* (Lugardon, 1979).

Сейчас важным будет подчеркнуть, что до тех пор пока не будет выработано четкое определение всех слоев спородермы на правильной, объективной основе, опирающееся на структурные, морфогенетические (время и способ появления) и цитохимические (химический состав и свойства) данные, мы будем все время «плавать» при необходимости детерминации того или иного слоя (в данном случае эндэкзины) и усугублять уже существующую путаницу при описании стратификации спородермы и в тех выводах, которые из этого описания следуют. Приведем только 2 примера, причем оба из работ крупных исследователей: «. . . будущие исследования покажут, видимо, что типичная эндэкзина, характерная для высших двудольных, берет начало из наружных слоев интины, которые постепенно меняют свой химический состав. . .» (Walker, 1976 : 276—277); «Подстилающий слой эктэкзины образуется путем постепенного изменения ламелл эндэкзины, которые сливаются, давая начало непрерывному слою, т. е. подстилающий слой — продукт дифференциации эндэкзины» (Dunbar, 1973; с. 311). Из этих примеров ясно, сколь безнадежно обстоит дело с самим понятием слоя спородермы: допуская возможность превращения одного слоя в другой (эндэкзины в подстилающий слой эктэкзины и тем более интины в эндэкзину!), мы вообще обесцениваем саму суть разделения спородермы на слои и разрушаем все здание палинологических исследований, построенное на понятии о стратификации спородермы. Итак, мы нуждаемся в четком определении слоев, в частности, эндэкзины. Как всякое определение, оно должно содержать элемент аксиоматики и опираться на специально отобранные критерии. При анализе литературных данных выясняется, что основы для выработки этих критериев уже существуют. Кроме нескольких видов, у которых описана гранулярная эндэкзина (например, у *Zea mays* — Skvarla, Larson, 1966; *Podocarpus macrophyllus* — Vasil, Aldrich, 1970), для большинства видов голо- и покрытосеменных показана ламеллятная эндэкзина, причем время ее формирования — преимущественно начало посттетрадного периода (Dickinson, Heslop-Harrison, 1968 — *Lilium longiflorum*; Echlin, Godwin, 1969 — *Helleborus foetidus*; Mepham, Lane, 1970 — *Tradescantia bracteata*; Dunbar, 1973 — представители сем. *Campanulaceae*; Rowley, Dahl, 1977 — *Artemisia vulgaris*; Southworth, 1983 — *Gerbera jamesonii*; Dunbar, Rowley, 1984 — *Betula verrucosa* (эндэкзина появляется после интины, редкий случай); Габараева, 1986а — *Michelia fuscata* и *Manglietia tenuipes* (данные в этой статье)) или конец тетрадного периода (Stone et al., 1979 — виды рода *Heliconia*; Audran, 1981 — *Ceratozamia mexicana*; Shoup et al., 1981 — *Silene alba*).

В специальном исследовании стратификации экзины покрытосеменных M. Gúedès (1982) подчеркивает, что лишь онтогенетически доказанное отсутствие тангенциальных ламелл во внутреннем слое экзины может свидетельствовать об отсутствии эндэкзины у данного вида; так же считает J. Rowley (1981), отмечая, что тангенциальная ламеллятность исходно типична для эндэкзины, хотя в ходе онтогенеза она становится менее различимой; автор особо подчеркивает, что никакие модификации в ходе онтогенеза не могут вызвать сомнения в том, что существует специфическая стабильность основных черт спородермы и что такая базисная стабильная характеристика — граница между экт- и эндэкзиной.

Итак, вырисовываются структурный (тангенциальная ламеллятность) и вре-

менной (начало посттетрадного или иногда конец тетрадного периода) критерии для определения эндэкзины.

Еще одна важная черта, способная служить критерием для определения слоя спородермы, — способ его возникновения. Однако при анализе собственных и литературных данных по этому вопросу мы сталкиваемся с большим разнообразием наблюдаемых явлений. Один из предполагаемых авторами способов — прямое возникновение ламелл эндэкзины из плазмалеммы путем отпочковывания от нее пузырьков и участие мембран этих пузырьков в интегральном процессе построения ламеллы (Rowly, Dunbar, 1967 — *Populus tremula*; Dunbar, 1979 — *Eleocharis mammilata*; Габараева, 1986а — *Michelia fuscata*). Механизм отпочковывания пузырьков от плазмалеммы, последующего разворачивания их мембран и стыковки этих мембран с образованием ламеллы естественно предполагается из наблюдаемых нами у *Michelia fuscata* и *Manglietia tenuipes* (табл. I, *2*) за плазмалеммой фрагментов мембран различной конфигурации — пузырьков, разомкнутых пузырьков, подковообразных и прямых фрагментов, длинных участков ламелл с загнутым петлей концом и т. д.; точно такие же картины наблюдались у *Populus tremula* (Rowley, Dunbar, 1967). Совершенно иной механизм предполагается при возникновении эндэкзины у *Lilium longiflorum* (Dickinson, 1976) и у папоротника *Anemia phyllitidis* (Сурова, 1981): генерация ламелл на наружной поверхности плазмалеммы под влиянием подходящих снизу, из цитоплазмы, цистерн ЭР. Другая точка зрения: ламеллы эндэкзины возникают на расстоянии от плазмалеммы в фибриллярном гликопротеиновом матриксе (Southworth, 1983). Такое разнообразие предлагаемых авторами механизмов еще раз говорит о чрезвычайной трудности понимания морфогенетических процессов без применения методов цитохимии; с другой стороны, оно может соответствовать реально существующим различным путям построения ламелл эндэкзины у различных видов.

Наконец, наиболее важный и, к сожалению, наименее изученный критерий определения слоя спородермы (здесь — эндэкзины) — его химический состав. Приблизительного знания химизма данного слоя (которым мы обладаем) недостаточно. Однако уже существуют ценные материалы, показывающие различную растворимость экт- и эндэкзины в 2-аминоэтаноле, по крайней мере у покрытосеменных (Southworth, 1974), в том числе у двух представителей сем. *Magnoliaceae*. Эти факты свидетельствуют о реально существующей принципиальной разнице в химическом составе экт- и эндэкзины, об их исходно различном статусе, несмотря на общее — наличие в обоих слоях СП. Впрочем, не исключено, что именно за счет разницы в типе СП и наблюдается различная растворимость этих слоев. Как хорошо известно, у большинства видов основная часть СП эктэкзины тапетального происхождения, а СП эндэкзины — спорового. Предшественники СП в виде фибриллярно-гранулярного электронноплотного вещества каким-то образом выходят за плазмалемму, оказываясь в периплазматическом пространстве, и там располагаются вдоль ламелл (табл. I, *2*), после чего происходит их полимеризация на поверхности ламелл. Где именно синтезируются предшественники СП и как они выводятся за плазмалемму, точно не известно, хотя есть предположения о приуроченности синтеза предшественников СП к цистернам ЭР и об эккриновом типе выделения их из клетки (Dickinson, 1976; Сурова, 1981). Возможно, эти механизмы разные у различных видов; во всяком случае, у *Manglietia tenuipes* мы не наблюдали контактов цистерн ЭР с плазмалеммой в начале посттетрадного периода. Вместо этого бóльшая часть ЭР в это время представлена кольчужным ретикулумом, который наблюдался в микроспорах и в тетрадном периоде (Габараева, 1987); кроме того, такие же агрегаты ЭР обнаруживались во время развития спородермы у *Michelia fuscata* (Габараева, 1986а, б). Очень сходные агрегаты ЭР описаны у *Tradescantia bracteata* (Mepham, Lane, 1970) в течение одновременного развития эндэкзины и интины, у микроспор *Lilium longiflorum* с начала тетрадного периода и во время формирования эндэкзины (Dickinson, 1976) и при заложении некзины у *Ceratozamia mexicana* (Audran, 1981). При подробном рассмотрении наблюдаемых нами кольчужных агрегатов (табл. II, *2*) выяснилось, что они находятся в состоянии активности, отпочковывая пузырьки и короткие расширенные цистерны, содержащие слегка осмиофильное

фибриллярное вещество, и составляют континуум с цистернами ЭР обычного вида. Мы уже предполагали возможную роль этих агрегатов в синтезе и транспорте предшественников СП (Габраева, 1986а, б, 1987).

Одно из загадочных образований, появляющихся у *Manglietia tenuipes*, а также у *Michelia fuscata* (Габараева, 1986а) и *Magnolia delavaji* (неопубликованные данные) в начале посттетрадного периода, — складка оболочки в области апертуры, обращенная наружу (табл. II, *1*). Первое объяснение, напрашивающееся сразу, — артефакт, возникший в результате разницы осмотического давления в полости пыльника и цитоплазме микроспор. Однако в этом случае складка оболочки была бы либо ввернута внутрь, либо выгнута линзообразно наружу; на самом деле форма ее совсем другая, с прижатыми друг к другу стенками. Такая форма может возникнуть лишь в одном случае: при образовании области пониженного давления в периплазматическом пространстве под апертурой (эффект поршня). Это могло бы произойти в случае плазмолиза протопласта микроспоры, но ни в одной микроспоре, ни в одном варианте фиксации мы плазмолиза в микроспорах не наблюдали. Каким образом в апертурном районе микроспор возникает разрежение, почему оболочка микроспор оказывается им «велика» после освобождения их из тетрад, неясно; в тетрадный период никаких складок оболочки не наблюдается и апертурный район спородермы растянут. Эти апертурные дистальные складки удивительным образом напоминают проксимальные складки оболочек спор папоротников и растений близких групп в этот же период развития спор (например, *Psilotum nudum* — Lugardon, 1979). Автор также объясняет их образование областью пониженного давления под этой частью оболочки, отмечая, что цитоплазма вместе с плазмалеммой здесь отходят внутрь, однако это объяснение не является окончательным, поскольку именно главный момент остается неясным: как при наличии нормального тургора в клетке плазмалемма может отходить внутрь? Так или иначе, а эта складка спородермы в области дистальной апертуры *Manglietia tenuipes*, стенки которой образованы в основном подстилающим слоем эктэкзины, странным образом напоминает проксимальную складку спор папоротников и выполняет, по-видимому, гармомегатную функцию.

Посмотрим, что дают нам данные по ископаемым голосеменным и семенным папоротникам — предполагаемым предкам примитивных покрытосеменных. Зрелые пыльцевые зерна палеозойских семенных папоротников формального рода *Monoletes* (Taylor, 1982; Taylor, Rothwell, 1982) имеют 2 продольные дистальные впадины в утонченном районе оболочки, где сэкзина отсутствует. Это сближает их, как отмечают авторы, с пыльцевыми зернами, в частности, с пыльцевыми зернами изучаемых нами примитивных покрытосеменных. Кроме зрелых пыльцевых зерен, T. Taylor (1982) изучил незрелые, но уже посттетрадные (тетрад ему найти не удалось). Taylor наблюдал у них довольно гомогенную спородерму, тогда как у более зрелых зерен он описывает ее дифференциацию на внутренний ламеллятный (некзиновый) и наружный альвеолярный (сэкзиновый) слои за счет образования, расширения и округления люмин — просветов в наружной части спородермы. К сожалению, описанные ламеллы очень плохо видны на приведенных микрографиях. Прекрасно видна, однако, ламеллятность у другого ископаемого семенного папоротника *Potoniea carpentieri*, имеющего сэкзину из складчатых, а некзину из параллельных друг другу ламелл. С развитием экзины у видов *Monoletes* возникает полная неясность: как могут ламеллы произойти от гомогенного слоя, а альвеолярная структура появиться в результате расширения просветов, если эти просветы находятся в уже отложенном гомогенном спорополлениновом слое? Автор делает вывод: у видов *Monoletes* экзина закладывается с серии ламелл (которые, кстати, практически не видны на приведенных микрографиях). Но ведь Taylor изучал уже посттетрадный период, и если все заложение идет в посттетрадном периоде, что же остается на долю тетрадного? Что-то важное в заложении спородермы здесь, конечно, упущено (и это естественно — ведь автор имел дело с ископаемым материалом). Но у *Potoniea carpentieri* и некоторых других ископаемых видов семенных папоротников ламеллы видны хорошо, и ламеллятность их внутренних слоев спородермы не вызывает сомнений. Итак, нужно быть очень осторожными в интерпретации ископаемого материала, поскольку ясно, что наи-

более ранние стадии развития в нем не сохраняются. Тем не менее авторы делают вывод, что относительное время появления ламеллятной некзины (раньше сэкзины) дает важное свидетельство того, что она может быть инициальным компонентом спородермы (Taylor, Rothwell, 1982). Возможно, так оно и было: у современных папоротников мы тоже наблюдаем центробежное развитие экзины (сначала — ее внутренние слои, потом наружные — Lugardon, 1979; Сурова, 1981). Еще более интересные для нас данные получены при изучении развития спородермы ископаемого мезозойского хвойного *Classopolis* (Taylor, Alvin, 1984), у которого обнаружена колумеллятная структура сэкзины и ламеллятная — некзины, появляющейся вслед за сэкзиной. Авторы заключают, что сэкзина видов рода *Classopolis* больше похожа на колумеллятную сэкзину покрытосеменных, чем на сэкзину голосеменных, хотя она напоминает сэкзину *Pinus*; последовательность заложения слоев *Classopolis* говорит о том, что его некзина соответствует слоям тех существующих поныне растений, у которых ламеллы откладываются после примэкзины и в течение утолщения экзины (т. е., по нашему мнению, как у большинства современных голо- и покрытосеменных, в частности, примитивных). Один факт остается бесспорным в работах по развитию пыльцы ископаемых семенных папоротников и голосеменных — наличие внутренних ламеллятных слоев спородермы. Как мы убедились, ламеллы эндэкзины видны вполне четко в ходе развития по всей поверхности протопласта микроспор у примитивных покрытосеменных. Поэтому нет никаких оснований предполагать исчезновение этого слоя у примитивных покрытосеменных и повторное его возникновение у подвинутых представителей покрытосеменных.

Выводы

1. В начале посттетрадного периода у *Manglietia tenuipes* развиваются одновременно гомогенный подстилающий слой эктэкзины и ламеллы эндэкзины.
2. Ламеллы эндэкзины у *Manglietia tenuipes* скорее всего возникают из плазмалеммы, так же как у *Michelia fuscata.*
3. Появляясь в начале тетрадного периода, агрегаты ЭР кольчужного типа присутствуют в цитоплазме микроспор *Manglietia tenuipes* и во время формирования эндэкзины. Предполагается их участие в синтезе и секреции предшественников спорополленина спорового происхождения (в посттетрадном периоде для ламелл эндэкзины).
4. В посттетрадном периоде у *Manglietia tenuipes*, как и у *Michelia fuscata*, наблюдается необычная дистальная складка экзины в области апертуры, удивительно напоминающая проксимальные складки оболочек спор папоротников.
5. Возникла необходимость в пересмотре определений слоев спородермы с учетом современных цитохимических и онтогенетических данных, связанная с нечеткостью этих определений и вытекающими отсюда подчас серьезными ошибками и путаницей.
6. Наши онтогенетические исследования оболочек пыльцевых зерен примитивных покрытосеменных, некоторые данные по различной растворимости экт- и эндэкзины (Southworth, 1974), наличие ламеллятной эндэкзины у современных голо- и покрытосеменных и новые данные о наличии внутренних ламеллятных слоев спородермы у ископаемых семенных папоротников и хвойных показывают филогенетическую непрерывность наличия слоя эндэкзины и не подтверждают точку зрения об исчезновении эндэкзины у примитивных покрытосеменных (Doyle et al., 1975; Walker, 1976) и о вторичном возникновении ее у продвинутых покрытосеменных.

ЛИТЕРАТУРА

Габараева Н. И. Развитие экзины у *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума. — Бот. журн., 1986а, т. 71, № 3, с. 311—322. — *Габараева Н. И.* Ультраструктурное исследование развития интины *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл и тапетума. — Бот. журн., 1986б, т. 71, № 4, с. 416—428. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes* (*Magnoliaceae*) в течение тетрадного периода: построение

примэкзины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 3, с. 281—290. — *Сурова Т. Д.* Развитие спор папоротника *Anemia phyllitidis* (*Schizaeaceae*). Мембранные контакты в процессе формирования экзины. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 372—379. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Audran J.* Pollen and tapetum development in *Ceratozamia mexicana* (*Cycadaceae*): sporal origin of the exinic sporopollenin in cycads. — Rev. Palaeobot. Palaynol., 1981, vol. 33, N 2—4, p. 315—346. — *Dickinson H. G.* Common factors in exine deposition. — In: The evolutionary significance of the exine. London: Acad. Press, 1976, p. 67—87. — *Dickinson H. J.*, *Heslop-Harrison J.* A common mode of deposition of the sporopollenin of sexine and nexine. — Nature (Lond.), 1968, vol. 220, N 5170, p. 926—927. — *Dickinson H. G.*, *Heslop-Harrison J.* The mode of growth of the inner layer of the pollen grain exine in *Lilium*. — Cytobios, 1971, vol. 4, p. 233—243. — *Doyle J. A.*, *Van Campo M.*, *Lugardon B.* Observation on exine structure of *Eucommidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. — Pollen et spores, 1975, vol. 17, N 3, p. 429—486. — *Dunbar A.* Pollen ontogeny in some species of *Campanulaceae*. A study by electron microscopy. — Bot. Notiser, 1973, vol. 126, N 3, p. 277—315. — *Dunbar A.* The effect of centrifugal force on the ontogeny of *Eleocharis mammilata* pollen. — Bot. Notiser, 1979, vol. 132, N 3, p. 419—433. — *Dunbar A.*, *Rowley J. R.* *Betula* pollen development before and dormancy: exine and intine. — Pollen et Spores, 1984, vol. 26, N 3—4, p. 299—338. — *Echlin P.*, *Godwin H.* The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus*. III. The formation of the pollen grain wall. — J. Cell Sci., 1969, vol. 5, N 2, p. 459—477. — *Guédès M.* Exine stratification, ectexine structure and angiosperm evolution. — Grana, 1982, vol. 21, N 3, p. 161—170. — *Lugardon B.* Sur la formation du sporoderme chez *Psilotum triquetrum* Sw. (*Psilotaceae*). — Grana, 1979, vol. 18, N 3, p. 145—165. — *Mepham R. H.*, *Lane G. R.* Observations on the fine structure of developing microspores of *Tradescantia bracteata*. — Protoplasma, 1970, vol. 70, N 1, p. 1—20. — *Nabli M. A.* Mise en évidence de deux lamelles primordiales, ectexinique et endexinique, dans l'exine de quelques *Labiatae*. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1975, ser. D, t. 281, N 4, p. 251—253. — *Praglowski J.* World pollen and spore flora. 3. *Magnoliaceae* Juss. Stockholm: Nilsson, 1974. 45 p. — *Rowley J. R.* Pollen wall characters with emphasis upon applicability. — Nord. J. Bot., 1981, vol. 1, N 3, p. 357—380. — *Rowley J. R.*, *Dahl A. O.* Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycocalyx material (1). — Pollen et Spores, 1977, vol. 19, N 2, p. 169—297. — *Rowley J. R.*, *Dunbar A.* Sources of membranes for exine formation. — Svensk Bot. Tidskr., 1967, Bd 61, Hf 1, S. 49—64. — *Shoup J. K.*, *Overton J.*, *Ruddat M.* Ultrastructure and development of the nexine and intine in pollen wall of *Silene alba*. — Amer. J. Bot., 1981, vol. 68, N 8, p. 1090—1095. — *Skvarla J. J.*, *Larson D. A.* Fine structural studies of *Zea mays* pollen. I. Cell membranes and exine ontogeny. — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 10, p. 1112—1125. — *Southworth D.* Solubility of pollen exines. — Amer. J. Bot., 1974, vol. 61, N 1, p. 36—44. — *Southworth D.* Exine development in *Gerbera jamesonii* (*Asteraceae*: *Mutisieae*). — Amer. J. Bot., 1983, vol. 70, N 7, p. 1038—1047. — *Stone D. E.*, *Sellers S. C.*, *Kress W. J.* Ontogeny of exineless pollen in *Heliconia*, a banana relative. — An. Missouri Bot. Gard., 1979, vol. 66, N 4, p. 701—730. — *Taylor Th. N.* Ultrastructural studies of paleozoic seed fern pollen: sporoderm development. — Rev. Palaeobot. Palynol., 1982, vol. 37, N 1—2, p. 29—53. — *Taylor Th. N.*, *Alvin K. L.* Ultrastructure and development of mesozoic pollen: *Classopolis*. — Amer. J. Bot., 1984, vol. 71, N 4, p. 575—587. — *Taylor Th. N.*, *Rothwell G. W.* Studies of seed fern pollen: development of the exine in *Monoletes* (*Medullosales*). — Amer. J. Bot., 1982, vol. 69, N 4, p. 570—578. — *Vasil I. K.*, *Aldrich H. C.* A histochemical and ultrastructural study of the ontogeny and differentiation of pollen in *Podocarpus macrophyllus* D. Don. — Protoplasma, 1970, vol. 71, N 1—2, p. 1—37. — *Walker J. W.* Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. — In: The evolutionary significance of the exine. London: Acad. Press, 1976, p. 251—308.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 VIII 1986.

SUMMARY

The investigation of pollen wall development in *Manglietia tenuipes* (and previously — *Michelia fuscata*; Gabarayeva, 1986a, b) demonstrated that at the beginning of posttetrad period the initiation of lamellae of endexine is clearly observed. The aggregates of the ER en cotte de mailles are seen in the cytoplasm of microspores in tetrad period and at the beginning of posttetrad one, when endexine lamellae are formed. Their participation in the synthesis and secretion of sporopollenin precursors of sporal origin is suggested (for lamellae of endexine in this case). Later on, these lamellae are soldered one with another and with foot layer and pressed by the developing layers of intine, as a result, in mature pollen grain they are seen much worse. The layer of endexine is not thick, consisting only of some lamellae, however it is clearly seen during its development and extends around all the surface of microspore. Its structure (tangential lamellae), ontogeny (the time and mode of formation: the beginning of posttetrad period, from plasmalemma), the higher resistence to 2-aminoethanol (by Southworth) in comparison with ectexine, indicate the difference in chemical composition of these two parts of exine and persuade in endexine status of this layer in spite of its insignificant thickness. I am sure that

some disagreements in the literature about the identification of the layer of endexine in general are due to the inconsistency in the definitions of the layers of sporoderm, which should be revised of based on cytochemical and ontogenetic data. Our ontogenetic data on the primitive angiosperms, and also the data of D. Southworth (1974) on the different solubility of ect- and endexine of many angiosperms, in particular — of primitive ones, the existence of lamellate endexine in the extant gymno- and angiosperms, and the new data on the presence of the inner lamellate layers in fossil seed ferns and gymnosperms (Taylor, 1982; Taylor, Alvin, 1984) show the phylogenetic continuity of endexine layer and are contrary to the idea of the disappearence of endexine in primitive angiosperms (Doyle et al., 1975; Walker, 1976) and its reappearance in advanced ones.

УДК 581.331.2 : 582.572.222

В. Н. Косенко

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ *TOFIELDIEAE, NARTHECIEAE, MELANTHIEAE, XEROPHYLLEAE* (*MELANTHIACEAE*)

V. N. KOSENKO. POLLEN MORPHOLOGY IN *TOFIELDIEAE, NARTHECIEAE, MELANTHIEAE, XEROPHYLLEAE* (*MELANTHIACEAE*)

С помощью СМ и СЭМ изучена морфология пыльцы 21 рода и 76 видов сем. *Melanthiaceae* s. l. Обнаружена значительная гетерогенность семейства по признакам палиноморфологии, проявляющаяся в типе апертур и строении экзины. Выявленные внутри рода *Tofieldia* различия в строении спородермы служат основанием для уточнения систематики этого рода. Большинство видов рода *Tofieldia* характеризуется 2-бороздными пыльцевыми зернами с тектатной эктэкзиной, в то время как у *T. nepalensis* они 1-бороздные с интектатной эктэкзиной. Наличие бугорчатой поверхности у пыльцевых зерен *T. falcata*, *T. duidae*, *T. schombugkiana* в определенной степени подтверждает необходимость восстановления южноамериканского рода *Isidrogalvia*. Впервые описанная морфология пыльцы монотипного японского рода *Japonolirion* указывает на возможное выделение его в самостоятельную трибу. Роды *Helonias*, *Heloniopsis* и *Ypsilandra* сходны по морфологии пыльцы и значительно отличаются от остальных родов трибы *Narthecieae* наличием бугорчато-шиповатой скульптуры. Наиболее гомогенной по строению оболочки пыльцевых зерен является триба *Melanthieae*, представители которой, так же как и большинство видов трибы *Narthecieae*, имеют 1-бороздные пыльцевые зерна с тектатной эктэкзиной и сетчатой поверхностью экзины. Отличительной особенностью пыльцевых зерен родов трибы *Melanthieae* является наличие покровной крышечки на борозде. Роды *Lophiola* и *Protolirion* по признакам палиноморфологии сходны с родами трибы *Narthecieae*, обладающими тектатной эктэкзиной. Род *Campynemanthe* отличается наличием безапертурных пыльцевых зерен. Морфология пыльцы рода *Xerophyllum* не подтверждает самостоятельность трибы *Xerophylleae*.

Анализ основной литературы по систематике и таксономии сем. *Melanthiaceae* s. l. (Engler, 1888; Krause, 1930; Hutchinson, 1973; Schulze, 1975, 1978, 1982; Тахтаджян, 1982, 1987; Dahlgren, Clifford, 1982; Dahlgren et al., 1985) указывает на отсутствие единого мнения в понимании взаимоотношений между отдельными таксономическими группами и на существующие разногласия в оценке объема некоторых родов. Кроме того, установлено, что сем. *Melanthiaceae* s. l. является очень гетерогенным по ряду морфологических признаков и некоторыми авторами рассматривается как наиболее примитивное в порядке *Liliales*. Поэтому всестороннее изучение данной группы растений, уточнение системы семейства с привлечением наибольшего числа таксономических признаков имеет очень большое значение для понимания направлений эволюции не только в порядке лилейных, но и во всем классе однодольных.

Целью настоящей работы явилось изучение морфологии пыльцевых зерен части родов сем. *Melanthiaceae* s. l. с использованием светового и электронного сканирующего микроскопов, выявление дополнительных диагностических признаков пыльцы для решения вопросов систематики и эволюции в этой группе, установление возможных направлений эволюции пыльцевых зерен.

Морфология пыльцы некоторых видов, относящихся к трибам *Tofieldieae*, *Narthecieae*, *Melanthieae* и *Xerophylleae*, ранее была изучена с помощью светового (Куприянова, 1948; Erdtman, 1952; Ikuse, 1956; Erdtman et al., 1961; Beug, 1963; Соколовская, 1969), электронного сканирующего (Utech, 1979; Куприянова, Тарасевич, 1983; Косенко, 1984, 1985; Dahlgren, An-ming, 1985) и электронного просвечивающего (Мейер, Ярошевская, 1971; Takahashi, 1982) микроскопов. Наибольшими по числу изученных родов и выполненными в сравни-

тельном плане являются работы D. Radulescu (1972—1973) и W. Schulze (1975). Электронные фотографии общего вида пыльцевых зерен *Helonias bullata*, *Schoenocaulon tenuifolia*, *Chionographis japonica*, а также скульптуры экзины видов *Helonias bullata*, *Zigadenus coloradensis* и *Chamaelirium luteum* в сравнении с другими видами порядков лилейных и смилаксовых были представлены без описаний как иллюстрации к тексту в шестом томе «Жизни растений» (Косенко, 1982).

Материал и методика

Работа выполнена на гербарном материале главным образом из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Частично гербарий для изучения был получен из зарубежных ботанических учреждений, а именно по родам *Japonolirion* и *Protolirion* (MAK, KYO), видам *Tofieldia falcata*, *T. duidae*, *T. schombugkiana* (BM) и по роду *Campynema* (NSW). Измерение и описание пыльцевых зерен проведены с использованием свегового (Zeiss, NF) и сканирующего электронного (Jeol, JSM-35C) микроскопов. В СМ изучены ацетолизированные пыльцевые зерна, в СЭМ исследована, как правило, неацетолизированная пыльца с предварительной обработкой этиловым спиртом и напылением золотом. В отдельных случаях для уточнения элементов строения поверхности пыльцевых зерен с помощью СЭМ параллельно изучена ацетолизированная и неацетолизированная пыльца. Классификация пыльцевых зерен по размеру сделана согласно G. Erdtman (1945). Объем триб и их названия приняты в соответствии с последним вариантом системы сем. *Melanthiaceae*, разработанным А. Л. Тахтаджяном (1987). Всего изучено 21 род и 76 видов.

Большой трудностью в работе явилось уточнение видовой, а иногда и родовой принадлежности отдельных гербарных образцов, так как по многим родам отсутствуют монографические обработки. При характеристике объема и ареала родов, таксономии видов мы ориентировались на наиболее полную и подробную, опубликованную в «Жизни растений» систему сем. *Melanthiaceae* (Тахтаджян, 1982), а также на известные региональные флоры (Small, 1913; Davis, 1952; Gleason, 1952; Munz, Keck, 1959; Larsen, 1961; Ohwi, 1965; Hitchcock, Cronquist, 1973; Flora Coreana, 1976; Walker, 1976; Wang Fa-tauan, Tang Tsin, 1980), имеющиеся систематические обработки (Brincker, 1942; Maule, 1959; Revel, 1971; Utech, 1978; Goldblatt, 1986) и справочные пособия (Willis, 1973).

Учитывая высказанное ранее мнение (Praglowski, Punt, 1973) и основываясь на результатах данной работы, мы различаем следующие типы поверхности для тектатной эктэкзины: 1) ямчатая — размер ячей меньше, чем расстояние между ними, ячеи неглубокие, размером до 0.3 мкм; 2) сетчатая — размер ячей больше, чем расстояние между ними: а) мелкосетчатая — ячеи размером 0.4—1.0 мкм, б) сетчатая — ячеи размером до 2.0 мкм, в) крупносетчатая — ячеи размером более 2.0 мкм.

Результаты исследования

Триба *Tofieldieae*

1. Род *Tofieldia* Huds. (табл. I, *1—8*; II, *1—3*)

Пыльцевые зерна большинства видов 2-бороздные, широкоэллипсоидальные или 4-угольные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера (большинство видов), от 21.1—24.9×34.5—38.4×26.8—28.8 мкм (*T. japonica*) до 24.9—26.8×36.4—42.2×24.9—26.8 мкм (*T. falcata*), или мелкие (*T. nuda*, *T. fauriei*, *T. glacilis*, *T. jezoensis*, *T. junnanensis*) размером 15.3—17.2×21.1—23.0×15.3—17.2 мкм. Борозды, по-видимому, имеют полярное расположение, реже смещены на одну, по всей вероятности, дистальную сторону, нередко различаются по размеру у одного и того же пыльцевого зерна, узкие (шириной до 2.0 мкм). Экзина толщиной 1.0—1.5 мкм, мелкосетчатая (большинство видов) и сетчатая (*T. calyculata* и *T. glabra*). Эктэкзина столбиковая, тектатная. Сетка одного типа по всей поверхности, размер и форма ячей являются видовыми признаками. Чаще ячеи неглубокие, неправильной формы или почти

округлые (*T. glabra* и *T. calyculata* — табл. I, *3*, *5*). Стенки ячей сплошные, толщиной 0.4—0.5 мкм, дно ячей чаще бугорчатое; бугорки размером 0.2 мкм (табл. I, *4*). Пыльцевые зерна *T. pubens* имеют ямчатую экзину (табл. II, *3*). Крупнобугорчатой и бугорчатой экзиной характеризуются виды *T. falcata*, *T. duidae* и *T. schombugkiana*. Бугорки на поверхности пыльцы *T. falcata* размером 2.0—2.5 мкм, очень плотно прилегают друг к другу или нередко сливаются между собой (табл. I, *7*; II, *2*). *T. nepalensis* значительно отличается от всех изученных видов рода *Tofieldia* по типу апертур и строению экзины. Пыльцевые зерна *T. nepalensis* 1-бороздные, несколько крупнее (32.6—36.4×46.0—51.8××34.5—38.4 мкм), чем у остальных видов, имеют интектатную эктэкзину и соответственно бугорчатую скульптуру. Бугорки округлые, диаметром 1.2—1.5 мкм и находятся на значительном расстоянии друг от друга (табл. I, *8*; II, *1*).

Исследованные образцы: *T. calyculata* (L.) Wahlb.: Saarema, 1932, E. Pastak s. n. *T. divergens* Burean et Franch.: S. W. Szechuan, 1928, Rock 16901; Yunnan, 1916, O. Schoch 246. *T. duidae* Steyermark: Venezuela, 1925, J. A. Steyermark s. n. (BM), *T. falcata* Pers.: Peru, prov. Chachapoyas, 1964, C. Hutchinson, J. K. Wrigth 5510; Colombia, Bogota, 1930; G. Woronov, S. Juzepczuk 5170; Colombia, 1916, Tracey 117 (BM); Colombia, 1941, J. Cuarrecasas 12287 (BM). *T. fauriei* Lev. et Van.: Korea, 1907, V. Faurier 2107. *T. glabra* Nutt.: USA, M. D. Wiston-Salem s. n. *T. glacilis* Franch. et Sav.: Japan, Honshu, 1956, M. Togashi 1722. *T. glutinosa* (Michx.) Pers.: Oregon, 1887, T. Howell s. n.; Cascade Mountains, 1925, J. M. Grant s. n.; Oregon, 1871, Elihu Hall 532; Alaska, Highwall, 1960, J. A. Calder, J. Kukkonen 27512. *T. japonica* Miq.: Japan, Kiusiu, 1889, Tschonoski 2405. *T. jozoensis* Miyabe: Japan, Mt. Appol, B. Mathew s. n. *T. nepalensis* Wall.: Himalayan, Kimaon, J. E. Winter-Botton s. n. *T. nuda* Maxim.: Japan, prov. Sagami, 1863, T. Toshuka 7428. *T. pubens* Ait.: USA, Florida, near De Funick Springs, A. H. Curtiss 5908. *T. pusilla* (Michx.) Pers.: Б. Зеленцы, coll. n. 254; Alisko, 1927, Carl G. Alm s. n.; Большеземельская тундра, р. Кара, 1959, О. В. Ребристая 171. *T. schombugkiana* Ovliv.: British Quiana, 1898, coll. n. 657 (BM). *T. tibetica* Franch.: China, Szechuan, 1885, G. N. Potanin s. n.; E. Lapponia, 1882, Herb. Schreder s. n. *T. junnanensis* Franch.: China, N. E. Yunnan, 1910, R. P. Maize 7940.

Виды рода *Tofieldia* значительно различаются по размеру пыльцевых зерен, типу апертур, толщине и характеру поверхности экзины.

Род включает около 25 видов, распространенных во внетропических областях Северного полушария (включая Арктику), а также в Венесуэле, Гайане, Андах.

2. Род *Pleea* Michx. (табл. II, *4*, *5*)

Пыльцевые зерна 2-бороздные, широкоэллипсоидальные или продолговато-4-угольные, среднего размера, 21.1—24.9×28.8—32.6×19.2—21.1 мкм. Борозды длинные (до 26.8 мкм), как правило, одной ширины (1.5 мкм) по всей длине, расстояние между бороздами в центре 9.6 мкм, между концами 7.6 мкм. Экзина толщиной 1.5 мкм, мелкосетчатая; эктэкзина столбиковая, тектатная, такая же как и у большей части видов рода *Tofieldia*. Сетка одного типа по всей поверхности; ячеи сетки неправильной формы, стенки ячей сплошные, толщиной 0.3—0.4 мкм; дно ячей бугорчатое или не выявляется; бугорки в ячеях размером 0.2 мкм.

Исследованные образцы: *P. tenuifolia* Michx.: Carolina orientalis, 1888, Mc. Carthy Garaldus 39; Florida, Wewahitchka, 1952, J. W. Hardin, W. F. Hupry 14134; Florida, near Argila, 1901, A. H. Curtiss 6925; N. W. Florida, Walton County, A. H. Curtiss 2904.

Монотипный североамериканский род, произрастающий от Северной Каролины до Флориды.

3. Род *Japonolirion* Nakai (табл. II, *6*, *8*; III, *1*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные,[1] продолговато-эллипсоидальные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, 17.2—19.2×26.8—30.7×17.2—19.2 мкм. Борозда длиной 21.1 мкм, узкая (табл. II, *6*). Экзина толщиной 1.2 мкм; эктэкзина столбиковая, интектатная; гомогенный подстилающий слой и столбики, далеко отстоящие друг от друга и имеющие закругленную вершину. Скульптура бугорчатая; бугорки шаровидные, диаметром 0.5 мкм, располагаются по поверхности группами, неравномерно или в виде цепочек; поверхность между бугорками гладкая (табл. III, *1*).

Исследованные образцы: *J. osense* Nakai: Japan, Huporomopporo, 1978, G. Murata, H. Koyama, T. Yahura 38242 (KYO); Japan, Notukanai, 1928, K. Hiyama 64100 (MAK); Japan, 1928, K. Hiyama 139046 (MAK).

Монотипный японский род, произрастающий на островах Хоккайдо и Хонсю.

Триба *Narthecieae*

4. Род *Helonias* L. (табл. II, *7*; III, *2*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, 28.8—34.5×38.4—42.2×30.7—32.6 мкм. Борозда длиной 35.5 мкм, шириной до 4.0 мкм. Экзина толщиной 2.0 мкм; эктэкзина столбиковая, интектатная; гомогенный подстилающий слой толщиной 1.0 мкм и на нем располагаются пирамидальной формы столбики. Скульптура бугорчато-шиповатая. Шипы с оттянутой вершиной, высотой 1.0—2.0 мкм, шириной при основании 1.0 мкм, равномерно распределены по всей поверхности на расстоянии 2.5—3.0 мкм друг от друга; между шипами поверхность мелкобугорчатая. Бугорки шаровидные, диаметром 0.3—0.4 мкм, плотно прилегают друг к другу. Мембрана борозды шиповатая, не отличается по скульптуре от общей поверхности пыльцевого зерна, т. е. борозда с покровной крышечкой.

Исследованный образец: *H. bullata* L.: Herb. A. Gray.

Монотипный род, произрастающий в приатлантических областях Северной Америки.

5. Род *Heloniopsis* A. Gray (табл. III, *3*—*5*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, 23.0—26.8×36.4—42.2×28.8—30.7 мкм. Борозда длиной 36.4 мкм, шириной 4.0—6.0 мкм, с закругленными концами. Экзина толщиной 1.5 мкм. Эктэкзина столбиковая, интектатная; подстилающий слой по толщине равен половине эктэкзины. Скульптура бугорчато-шиповатая. Шипы с закругленной вершиной, высотой 0.8 мкм, шириной при основании 0.5 мкм, равномерно распределены по поверхности на расстоянии 1.5—2.0 мкм друг от друга. Поверхность между шипами мелкобугорчатая; бугорки округлые, диаметром 0.1—0.2 мкм, очень плотно прилегают друг к другу. Борозда с крышечкой. Бороздная мембрана в отдельных случаях состоит как бы из отдельных «островков», т. е. растрескивается (табл. III, *5*).

Исследованные образцы: *H. orientalis* (Thunb.) C. Tanaka: Japan, pref. Kyoto, 1963, G. Murata 17997; Japan, Honshu, pref. Shizucka, 1978, H. Ohashi, Y. Tuteishu 1335; Japan, Honshu, pref. Gufi, 1973, H. Kanai 731154; Japan, 1908, coll. n. s. n.

Небольшой восточноазиатский род, объем которого до настоящего времени не уточнен. Согласно А. Л. Тахтаджяну (1982), этот род олиготипный, по мнению E. H. Walker (1976) в роде насчитывается 4 вида. Ареал этого рода охватывает о. Сахалин, Японию, п-ов Корея, о. Тайвань.

---

[1] При описании пыльцы мы ориентируемся на принятую большинством палинологов точку зрения о дистальном положении апертуры (борозды) у лодочковидных пыльцевых зерен однодольных.

П р и м е ч а н и е. Род *Heloniopsis* по строению спородермы сходен с родом *Helonias* и отличается от него главным образом более мелкими шипами на поверхности экзины.

6. Род *Ypsilandra* Franch. (табл. III, *6*)

По морфологии пыльцевых зерен практически не отличается от изученного вида рода *Heloniopsis*.

И с с л е д о в а н н ы й о б р а з е ц: *Y. tibetica* Franch.: China orientalis, prov. Szechuan, 1893, G. N. Potanin s. n.

В роде насчитывается 5 видов, произрастающих в Тибете, Западном и Юго-Западном Китае, Северной Бирме.

7. Род *Narthecium* Moehr. (табл. III, *10*; IV, *1*, *2*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, от 15.3—17.2×28.8—32.6×17.2—19.2 мкм (*N. americanum*) до 21.1—24.0×28.8—34.5×21.2—26.8 мкм (*N. ossifragum*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, шириной от 2.0 мкм (*N. americanum*, *N. ossifragum*) до 4.0 мкм (*N. asiaticum*), с закругленными концами. Экзина толщиной 1.2—1.5 мкм, мелкосетчатая (большинство видов) и ямчатая (*N. asiaticum*). Эктэкзина столбиковая, тектатная. Сетка одного типа по всей поверхности пыльцевого зерна. Ячеи неправильной формы. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.3—0.4 мкм. Дно ячей бугорчатое (*N. californicum*, *N. americanum*), бугорки диаметром 0.2 мкм. Мембрана борозд бугорчатая (*N. asiaticum*) или почти гладкая (*N. balansae* — табл. III, *10*).

Виды рода *Narthecium* очень близки по морфологии пыльцы. Незначительные различия обнаружены по размеру пыльцевых зерен, толщине и элементам поверхности экзины.

И с с л е д о в а н н ы е о б р а з ц ы: *N. americanum* Ker-Gawl.: New Jersey, near Batsto, 1919, E. P. Killip 2277. *N. asiaticum* Maxim.: Japan, Kiusia, Sikoku, Tschonoski 2386. *N. balansae* Briq.: Лизистан, между Пиронитом и Архаве, 1917, Б. Шишкин s. n. *N. californicum* Baker: California, Sierra Co., 1874, J. C. Lemmon 214; Oregon, 1887, T. Howell s. n. *N. ossifragum* (L.) Huds.: Danish plants, West Jutland, 1964, B. Ollgard 27.

Род включает 7 видов и характеризуется очень разорванным ареалом (Кавказ, Европа, Япония, Северная Америка).

8. Род *Aletris* L. (табл. IV, *3*, *4*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические; среднего размера, от 11.5—17.2×28.8—32.6×13.4—17.2 мкм (*A. nepalensis*) до 24.9—26.8×32.6—34.5×24.9—26.8 мкм (*A. farinosa*). Борозды длинные, часто доходят до концов пыльцевого зерна, как правило, узкие (до 2.0 мкм), наиболее широкие (до 3.0 мкм) у *A. bracteata* и *A. khasiana*. Экзина толщиной 1.2—1.5 мкм, мелкосетчатая. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Сетка одного типа по всей поверхности пыльцевого зерна; у большинства видов ячеи сетки округлые, от 0.4—0.5 мкм (*A. aurea* — табл. IV, *4*) до 0.8—1.0 мкм (*A. khasiana*); у пыльцевых зерен *A. nepalensis* ячеи неправильной формы, размером 0.8—1.0 мкм. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.4—0.5 мкм; дно ячей гладкое или мелкобугорчатое (*A. nepalensis*, *A. bracteata*); бугорки размером 0.2 мкм.

Виды рода *Aletris* очень близки по признакам палиноморфологии и незначительные различия обнаружены в толщине экзины, размере и форме ячей сетки на ее поверхности.

И с с л е д о в а н н ы е о б р а з ц ы: *A. aurea* Walt.: Alabama, 1833, D. Fischer s. n.; E. Texas, 1872, Elihu Hall 633; Florida, A. H. Curtiss 2842. *A. bracteata* Northrop.: Florida, 1950, E. P. Killip 40294; Florida, 1933,Hugh o'Hell 117581. *A. foliata* (Maxim.) Burea et Franch.: Japan, Nippon, 1866, Maximowicz s. n.; Япония, 1977, В. И. Грубов s. n. *A. farinosa* L.: Florida, Daval

Co., A. H. Curtiss 2841. A. *khasiana* Hook.: Khasia, Maiphlary, 1885, coll. n. 38226. *A. nepalensis* Wall.: E. Bengal, 1863, herb. Griffith 5896.

В роде насчитывается около 16 видов, имеющих широкий ареал (Гималаи, Тибет, Континентальный Китай, о. Тайвань, Япония, Малезия, Северная Америка).

Примечание. Виды рода *Aletris* близки по морфологии пыльцы к видам рода *Narthecium*.

9. Род *Metanarthecium* Maxim. (табл. IV, *5*, *6*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, в очертании с полюса широкоэллиптические, мелкие, 9.6—13.4×17.2—23.0×11.5—15.3 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая (до 2.0 мкм). Экзина толщиной 1.0 мкм, сетчатая. Эктэкзина столбиковая, тектатная; подстилающий слой очень тонкий. Стенки ячей сетки сплошные, толщиной 0.8 мкм. Дно ячей бугорчатое. Мембрана борозды мелкобугорчатая.

Исследованные образцы: *M. luteo-viridis* Maxim.: Japan, insula Jesso, 1861, Abrecht s. n.; Japan, Honshu, 1968, M. Togashi 6825.

Монотипный род, иногда включаемый в род *Aletris*.

Примечание. Род *Metanarthecium* отличается от видов рода *Aletris* меньшими размерами пыльцевых зерен и более крупной сеткой на их поверхности.

10. Род *Nietneria* Klotzsch. et Schomb. (табл. IV, *8*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, среднего размера, 28.8—30.7×40.3—42.2×28.8—30.7 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая. Экзина толщиной 1.5 мкм, мелкосетчатая. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Сетка одного типа по всей поверхности пыльцевого зерна; ячеи сетки неправильной формы. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.4—0.5 мкм; дно ячей бугорчатое. Бугорки размером 0.2 мкм.

Исследованный образец: *N. corymbosa* Klotzsch. et Schomb.: Venezuela, Gran Sabana, 1952, B. Maquize 33277.

Монотипный южноамериканский род, представители которого произрастают в Венесуэле и Гайане.

11. Род *Lophiola* Ker-Gawl. (табл. IV, *7*, *9*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, 17.2—23.4×28.8—32.6×19.2—24.9 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, шириной 2.0—3.0 мкм. Экзина толщиной 1.0 мкм, мелкосетчатая. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Сетка одного типа по всей поверхности. Ячеи сетки чаще округлые или неправильной формы, размером 0.4—0.6 мкм. Дно ячей гладкое или не выявляется.

Виды рода *Lophiola* практически не различаются по морфологии пыльцы.

Исследованные образцы: *L. aurea* Ker-Gawl.: Mexican Galf Coast flora, Jackson Co., 1892, J. Skeham 22; Georgia, 1952, J. W. Hardin 13651; Georgia, coll. n. 14271. *L. americana* (Paron) Wood.: Nova Scotia, Didly County, 1920, M. L. Fernand, B. Long 20784.

Олиготипный североамериканский род.

12. Род *Campynema* Labill. (табл. III, *8*, *9*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, широкоэллипсоидальные, в очертании с полюса эллиптические, крупные, 26.8—30.7×46.0—51.8×26.8—32.6 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая. Экзина толщиной 1.5 мкм, сетчатая. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Ячеи сетки почти округлые, размером 0.8—2.0 мкм и между ними располагаются более мелкие ямки

диаметром 0.2—0.4 мкм. Стенки ячей сплошные, толщиной 1.0—3.0 мкм; дно ячей бугорчатое.

Исследованные образцы: *C. lineare* Labill.: Tasmania, Muller R. H. and M. D.; Tasmania, 1899, F. A. Rodway 148470 (NSW).

Монотипный род, произрастающий на о. Тасмания.

13. Род *Campynemanthe* Baill. (табл. III, *7*)

Пыльцевые зерна безапертурные, сфероидальные, диаметром 23.0—26.8 мкм. Экзина толщиной 1.0 мкм, сетчатая. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Ячеи неправильной формы. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.5—0.6 мкм, извилистые. На стенках ячей равномерно располагаются ямки диаметром 0.1 мкм. Дно ячей не выявляется.

Исследованные образцы: *C. viridiflora* Baill.: Nouvelle Caledonie, 1870, M. Pancher 14917.

В роде насчитывается 3 вида, произрастающих на о. Новая Каледония.

Триба *Melanthieae*

14. Род *Melanthium* Clayt. (табл. V, *1*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, 23.0—28.8×34.5—48.0×26.8—30.7 мкм. Борозда длинная, нередко доходит до концов пыльцевого зерна, шириной 6.0 мкм, с закругленными концами. Экзина толщиной 1.5 мкм, мелкосетчатая. Эктэкзина столбиковая, тектатная; подстилающий слой очень тонкий. Ячеи сетки одного типа по всей поверхности. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.4—0.5 мкм. Дно ячей бугорчатое. Борозда с покровной крышечкой. Среди 1-бороздных значительно реже обнаружены 2-бороздные пыльцевые зерна. Две борозды располагаются на значительном расстоянии друг от друга, параллельно, на дистальной стороне.

Исследованные образцы: *M. virginicum* L.: Carolina, 1841, A. Gray, J. Carey s. n.; Carolina, Swanano, 1841, Regel s. n.

Олиготипный род, виды которого произрастают на востоке и юго-востоке Северной Америки.

15. Род *Stenanthium* Kunth (табл. IV, *10*; V, *2—4*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера от 23.0—26.8×36.4—38.4×24.9—28.8 мкм (*S. robustum*, *S. sachalinense*) до 30.7—40.3×53.7—55.6×32.6—34.5 мкм (*S. frigidum*). Борозда длинная, нередко доходит до концов пыльцевого зерна, шириной 2.0—6.0 мкм, с закругленными концами. Экзина толщиной 1.9 мкм, крупносетчатая (*S. sachalinense*, *S. occidentale*), сетчатая (*S. frigidum*) и мелкосетчатая (*S. robustum*). Эктэкзина столбиковая, тектатная. У пыльцевых зерен *S. sachalinense* в промежутках между крупными ячеями, размером 1.0—2.5 мкм, располагаются более мелкие, размером 0.4—0.5 мкм (табл. V, *4*). У пыльцевых зерен *S. robustum* ячеи все одного размера (0.5 мкм) (табл. IV, *10*). У пыльцевых зерен *S. frigidum* ячеи неравномерно распределены по поверхности, наиболее крупные в центре проксимальной стороны, и постепенно уменьшается размер ячей по направлению к концам пыльцевого зерна и краям борозды (табл. V, *2*). Стенки ячей сплошные, реже дробные, толщиной 0.4—0.5 мкм, невысокие. Дно ячей бугорчатое или гладкое. Борозда с крышечкой.

Виды рода *Stenanthium* близки по морфологии пыльцы и различаются главным образом по рисунку поверхности экзины. Наиболее близкими по морфологии пыльцевых зерен являются виды *S. occidentale* и *S. sachalinense*. *S. robustum* выделяется среди изученных видов наиболее мелкой и равномерной сеткой на поверхности пыльцевого зерна.

Исследованные образцы: *S. frigidum* Kunth: Mexica, state Mexico, 1892, G. Pringle 4257. *S. occidentale* A. Gray: Florida, near Milligan, 1901, A. H. Curtiss 6856. *S. robustum* S. Wats.: Canada, 8 ml S-W of Okanagon, 1953, J. A. Calder, D. B. Savile 9933; Canada, Vancouver Island, J. A. Calder, K. J. Mackkay s. n. *S. sachalinense* Schmidt: о. Сахалин, 1927, В. Коржевин 10.

В роде насчитывается 4 вида, произрастающих на о. Сахалин, в Канаде, США и Мексике.

16. Род *Amianthium* A. Gray

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, 21.1—24.9×34.5—42.2×24.9—30.7 мкм. Борозда длинная, нередко доходит до концов пыльцевого зерна, шириной 6.0 мкм, с закругленными концами. Экзина толщиной 1.5 мкм, мелкосетчатая. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Сетка одного типа по всей поверхности пыльцевого зерна. Ячеи неправильной формы. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.4—0.5 мкм; дно ячей не выявляется. Борозда с покровной крышечкой.

Исследованные образцы: *A. muscaetoxicum* (Walt.) A. Gray: N. America, near Mobile, 1875, A. H. Curtiss 2897; Florida, near Florana, 1898, A. H. Curtiss 6407.

Примечание. В препарате, приготовленном по материалу: Florida, Curtiss 6407, обнаружено большое количество деформированных пыльцевых зерен, имеющих более сфероидальную форму и нередко являющихся безапертурными.

Монотипный род, распространенный на востоке и юго-востоке Северной Америки.

17. Род *Schoenocaulon A.* Gray (табл. V,*5*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, от 17.2—19.2×28.8—36.4×19.2—21.1 мкм (*Sch. glacilis*, *Sch. intermedium*) до 28.8—32.6×38.4—44.1×30.7—32.6 мкм (*Sch. tenuifolium*). Наиболее длинные борозды (до концов пыльцевого зерна) имеют пыльцевые зерна *Sch. glacilis*, а наиболее широкие (4.0 мкм) — *Sch. tenuifolium*. Концы борозд закругленные. Экзина толщиной 1.5—1.9 мкм, мелкосетчатая (большинство видов) и сетчатая (*Sch. tenuifolium*). Эктэкзина столбиковая, тектатная, столбики короткие, подстилающий слой значительной толщины (у *Sch. officinalis* равен почти половине толщины экзины). Ячеи сетки неправильной формы; стенки ячей сплошные, толщиной 0.4—0.5 мкм. У пыльцевых зерен *Sch. glacilis* дно ячей бугорчатое, у остальных видов гладкое или не выявляется; бугорки размером 0.2—0.3 мкм. Борозда с покровной крышечкой.

Виды рода *Schoenocaulon* близки по морфологии пыльцы. Незначительные различия обнаружены в размере борозд, толщине экзины и строении сетки на поверхности пыльцевых зерен.

Исследованные образцы: *Sch. drummondii* A. Gray: S. Texas, 1894, A. A. Heller s. n. *Sch. glacilis* A. Gray: Florida, Central Peninsular, 1894, G. H. Nash s. n. *Sch. intermedium* Baker: Mexica, state Oaxaca, 1897, C. G. Pringle 6740. *Sch. officinalis* A. Gray: Columbia, Moritz 910. *Sch. tenuifolium* (Mart. et Gal.) Rob. et Greem.: Mexica, state Oaxaca, 1910, C. G. Pringle 10184.

Род включает 9 видов, распространенных в Северной, Центральной и Южной Америке до Перу.

18. Род *Zigadenus* L. C. Rich. (табл. V, *6—8*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, крупные, от 28.8—36.4×42.2—53.7×30.7—40.3 мкм (*Z. coloradensis*) до 24.9—26.8×46.8—53.7×30.7—32.6 мкм (*Z. mexicanus*), или среднего размера (остальные виды), от 17.2—19.2×38.4—40.3×17.2—26.4 мкм (*Z. paniculatus*) до 23.0—26.8×44.1—46.0×24.9—26.8 мкм (*Z. nuttallii*). Борозда

длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, шириной 2.0—8.0 мкм, с закругленными концами. Экзина толщиной 1.5—1.9 мкм, мелкосетчатая (*Z. angustifolius*, *Z. elegans*, *Z. leimanthoides*), сетчатая (большинство видов) и крупносетчатая (*Z. glaucus*). Эктэкзина столбиковая, тектатная; у части видов подстилающий слой значительной толщины и почти равен высоте столбиков, у остальных — несколько меньше. Виды различаются по размеру ячей сетки и их расположению по поверхности. У большинства видов ячеи одного размера по всей поверхности, но у *Z. fremontii*, *Z. nuttallii* и *Z. glaucus* наибольшие по размеру ячеи в центре проксимальной стороны и их размер постепенно уменьшается по направлению к краям борозд и концам пыльцевого зерна. У *Z. fremontii*, *Z. nuttallii*, *Z. glaucus*, *Z. venenosus*, *Z. paniculatus*, *Z. glaberrimus* в промежутках между крупными ячеями находятся ямки диаметром 0.2 мкм. Ячеи неправильной формы (большинство видов) или почти округлые (*Z. fremontii* и *Z. paniculatus*). Стенки ячей сплошные, толщиной от 0.4—0.5 мкм (большинство видов) до 0.8—1.2 мкм (*Z. nuttallii*, *Z. fremontii*, *Z. glaberrimus*). Борозда с покровной крышечкой.

Виды рода *Zigadenus* достаточно хорошо различаются по морфологии пыльцы. Наиболее близкими по комплексу палиноморфологических признаков являются виды *Z. angustifolius*, *Z. elegans* и *Z. leimanthoides*.

Исследованные образцы: *Z. angustifolius* (Michx.) S. Wats.: Florida, near Jacksonville, 1898, A. H. Curtiss 2898. *Z. coloradensis* Rydb.: Colorado, 1896, C. S. Crangall s. n. *Z. elegans* Pursh.: California, near E. Entrance, 1930, E. C. Van Dyke s. n.; Alaska, Cape Nome, 1900, F. E. Blaisdell s. n. *Z. fremontii* Torr. et S. Wats.: California, 1930, coll. n. s. n.; California, near Windston, 1902, A. A. Heller, H. E. Brown 5068. *Z. glaucus* (Nutt.) Nutt.: S. Utan, N. Arizon, E. Palmer 459. *Z. glaberrimus* Michx.: W. Florida, A. H. Curtiss 2889. *Z. leimanthoides* A. Gray: in montibus Caroline et Georgie, S. B. Burckley s. n. *Z. mexicanus* Hemsl.: Mexica, state Oaxaca, 1894, C. G. Pringle 4767. *Z. muscaetoxicum* Regel: Virginia, A. H. Curtiss s. n. *Z. nuttallii* A. Gray: Saakatchawan, 1858, E. Bourgeau s. n. *Z. paniculatus* (Nutt.) S. Wats.: Washington, Falcon Valley, 1884, W. N. Suksdorf s. n. *Z. venenosus* S. Wats.: California, Butte County, 1902, A. A. Heller, H. E. Borwn 5487; Utan, 1863, Noel H. Holmgren s. n.

В роде насчитывается около 15 видов, произрастающих главным образом на территории Канады, США, Мексики, а также в Сибири, на Дальнем Востоке (кроме Камчатки, Сахалина, Курильских островов), о. Рисири и в Северном Китае.

Примечание. У пыльцевых зерен *Z. nuttallii* обнаружена особенность в строении экзины, не отмеченная нами у других видов мелантиевых, а именно на стороне, противоположной борозде, в ее центре заметна полоса иной, менее выраженной, как бы недоразвитой поверхности, что, по-видимому, является местом контакта пыльцевых зерен в тетраде. Этот факт в определенной степени указывает на дистальное положение борозды.

19. Род *Veratrum* L. (табл. VI, *1—5*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, крупные, от 26.6—34.5×44.1—51.8×26.6—34.5 мкм (*V. speciosus*, *V. viride*, *V. eschscholtsii*) до 28.8—38.4×46.0—63.3×30.7—38.4 мкм (*V. album*, *V. californicum*, *V. frigidum*, *V. fimbriatum*), и среднего размера (остальные виды), от 17.2—19.2×30.7—36.4×21.1—23.0 мкм (*V. officinalis*) до 21.1—30.7×36.4—44.1×23.0—30.7 мкм (*V. nigrum*). Борозда длинная, часто доходит до концов пыльцевого зерна, шириной 2.0—6.0 мкм, с закругленными концами. Экзина толщиной 1.5—2.0 мкм, мелкосетчатая (*V. officinalis*) и сетчатая (большинство видов). Эктэкзина столбиковая, тектатная; подстилающий слой значительно тоньше покрова. Ячеи сетки неправильной формы, одного типа по всей поверхности. У единственного вида — *V. officinalis* — обнаружено уменьшение размера ячей сетки по направлению к концам пыльцевого зерна и краям борозды (табл. VI, *3*). На поверхности пыльцы видов *V. frigidum* и *V. eschscholtsii* между крупными ячеями располагаются ямки или более мелкие ячеи

размером 0.3—0.4 мкм. Стенки ячей сплошные (большинство видов — табл. VI, *4*) или дробные (*V. eschscholtsii*, *U. frigidum*, *V. parviflorum* — табл. VI, *5*) толщиной 0.4—0.5 мкм. Дно ячей большинства видов бугорчатое, бугорки размером 0.2—0.3 мкм или несколько крупнее — 0.6 мкм (*V. eschscholtsii*). У пыльцевых зерен *V. officinalis* и *V. californicum* дно ячей не выявляется. Борозда с покровной крышечкой.

Изученные виды рода *Veratrum* различаются по размерам пыльцевых зерен и борозд, толщине и рисунку поверхности экзины. Практически не различаются по строению спородермы виды *V. speciosum* и *V. viride*. Наиболее близки виды *V. californicum* и *V. album*, *V. maackii* и *V. nigrum*.

Исследованные образцы: *V. album* L.: Iter Graecum, 1885, C. Haussknecht s. n.; Iter Albanicum, 1897, A. Baldacii 336; Stiria media, prope urbem Graz, 1907, K. Fritsch s. n. *V. californicum* Durand.: S. California, San Bernandino, 1882, S. B. et W. F. Parish 457; California, Lake Country, 1902, A. A. Heller 5963; Nevada, Esmiralda County, 1932, V. Duran 3350. *V. dahuricum* O. Loes.: КНР, провинция Хуна, 1951, Ван Тзунг Шен 1615. *V. eschscholtsii* A. Gray: Insula Kadiak, 1844, coll. n. s. n. *V. fimbriatum* A. Gray: California, Mendacino, 1882, C. G. Pringle s. n. *V. frigidum* Schlecht.: Mexica, 1840, coll. n. 402. *V. maackii* Regel: Заповедник «Кедровая падь», долина р. Кедровой, 1959, П. Горовой 30308 (ERE). *V. nigrum* L.: Левобережная Украина, Прилукский округ, 1927, А. Порецкий 691. *V. officinalis* Schlecht.: Mexica, Vera-Cruz, 1840, H. Galeotti 5586. *V. parviflorum* Michx.: N. California, 1890, A. A. Heller 174. *V. speciosum* Rydb.: N-W USA, Idaho, 1937, J. W. Thompson 13891. *V. viride* Ait.: N-W USA, Idaho, 1937, J. W. Thompson 13910; USA, Idaho, Cootenai County, 1892, J. H. Sandbery 863.

Около 45 видов этого рода распространены главным образом в умеренных областях Северного полушария.

Триба *Xerophylleae*

20. Род *Xerophyllum* (L. C. Rich.) Michx. (табл. VI, *6*, *7*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера; более крупные (21.1—26.8×38.4—40.3××21.1—26.4 мкм) и с более толстой экзиной (1.9 мкм) у *X. tenax* и более мелкие (21.1—23.0×30.7—36.4×21.1—23.0 мкм) и экзиной толщиной 1.5 мкм у *X. asphodeloides*. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, шириной 1.7—2.0 мкм. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Поверхность экзины мелкосетчатая. Сетка одного типа по всей поверхности; ячеи неправильной формы. Стенки ячей сплошные, нередко извилистые, толщиной 0.4—0.5 мкм; дно ячей бугорчатое, бугорки округлые, размером 0.2 мкм.

Виды рода *Xerophyllum* очень близки по палиноморфологическим признакам и незначительно рразличаются только по размеру пыльцевых зерен и толщине экзины.

Исследованные образцы: *X. tenax* (Pursh) Nutt.: Suksdorf, 1883, coll. n. s. n. *X. asphodeloides* (L.) Nutt.: New Jersey, Ocean County, 1933, M. A. Johnson s. n.; Penn state, near Barlington, 1948, G. H. M. Lawrence, W. J. Dress 278.

Род является олиготипным, представители двух его видов распространены в Северной Америке.

21. Род *Protolirion* Makino (табл. VI, *8*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, 13.4—15.3×28.8—32.6×15.3—17.2 мкм. Борозда длинная (до 27.0 мкм), узкая, нередко расширяется к концам. Экзина толщиной 1.5 мкм, сетчатая. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Сетка одного типа по всей поверхности. Ячеи от неправильной формы до округлой; стенки ячей сплошные, толщиной 0.4—0.5 мкм.

Исследованные образцы: *P. sakaraii* (Makino) Dandy.: Japan, prov. Mino, 1903, H. Hiyama 24947 (MAK).

Монотипный японский род, самостоятельность которого не признается рядом авторов (Hutchinson, 1973; Тахтаджян, 1987). При описании пыльцевых зерен мы следовали флоре Японии (Ohwi, 1965).

Обсуждение результатов

Проведенное изучение морфологии пыльцы части родов сем. *Melanthiaceae* s. l. показало, что принятые систематиками группы родства (трибы) не всегда являются гомогенными по признакам палиноморфологии.

У исследованных видов трибы *Tofieldieae* выявлены различия по типу апертур и характеру поверхности экзины. Обнаружены 2-бороздные (большинство видов рода *Tofieldia*, род *Pleea*) и 1-бороздные (*T. nepalensis*, *Japonolirion osense*) пыльцевые зерна с ямчатой, мелкосетчатой, сетчатой, бугорчатой и крупнобугорчатой поверхностью экзины. Полученные данные указывают на необходимость уточнения или, возможно, пересмотра систематики рода *Tofieldia*; наибольшего внимания заслуживают виды, произрастающие в Южной Америке. Виды *T. falcata*, *T. duidae* и *T. schombugkiana*, характеризующиеся 2-бороздными пыльцевыми зернами, отличаются от изученных нами и произрастающих в Северной Америке видов рода *Tofieldia* наличием бугорчатой скульптуры экзины. Таким образом, строение оболочки пыльцевого зерна частично подтверждает точку зрения Тахтаджяна (1987) о восстановлении южноамериканского рода *Isidrogalvia* Ruiz. et Pav. Морфология пыльцы *T. nepalensis* также служит основанием для пересмотра систематического положения этого вида, отличающегося от остальных изученных видов рода *Tofieldia* не только по рисунку поверхности экзины, но и типом апертур (1-бороздные). *T. nepalensis* по строению оболочки пыльцевого зерна проявляет определенное сходство с *Japonolirion osense*.

По палиноморфологическим признакам род *Japonolirion* заслуживает выделения в самостоятельную таксономическую группу.

Триба *Narthecieae* является также гетерогенной по строению оболочки пыльцевого зерна. Для всех изученных родов характерны 1-бороздные пыльцевые зерна, однако по структуре экзины и обусловленной ею скульптуре поверхности роды этой трибы разделяются на 2 группы. Пыльцевые зерна большей части родов (*Narthecium*, *Aletris*, *Nietneria*, *Metanarthecium*) имеют ямчатую, мелкосетчатую, сетчатую поверхность и 3-слойную тектатную эктэкзину. Пыльцевые зерна родов *Helonias*, *Heloniopsis*, *Ypsilandra* отличаются наличием бугорчато-шипиковой скульптуры и 2-слойной интектатной эктэкзины и в эволюционном плане, по-видимому, являются наиболее продвинутыми по сравнению с остальными родами трибы *Narthecieae*.

Морфология пыльцы родов *Helonias*, *Heloniopsis* и *Ypsilandra* указывает на сходство их между собой и на необходимость выделения в отдельную таксономическую группу.

Род *Lophiola*, который большинством систематиков включался в сем. *Haemodoraceae* и на основании главным образом эмбриологических признаков (Ambrose, 1980) был переведен в сем. *Melanthiaceae* (Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987), по строению спородермы также близок родам трибы *Narthecieae*, обладающим 1-бороздными пыльцевыми зернами с тектатной экзиной.

Роды *Campynema* и *Campynemanthe*, так же как и роды *Narthecium*, *Aletris*, *Nietneria*, *Metanarthecium*, имеют пыльцевые зерна с тектатной эктэкзиной, сетчатой поверхностью и в некоторой степени отличаются строением стенки ячей (извилистые у представителей *Campynemanthe*), размером и расположением ячей по поверхности. Наиболее существенным отличием является наличие в роде *Campynemanthe* безапертурных пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна рода *Campynema* 1-бороздные.

Одной из наиболее естественных по морфологии пыльцы является триба *Melanthieae*. Для родов этой группы родства характерны 1-бороздные, нередко крупные пыльцевые зерна с тектатной эктэкзиной, мелкосетчатой, сетчатой и крупносетчатой экзиной и покровной крышечкой на борозде. По морфологии

пыльцы род *Xerophyllum* близок родам трибы *Narthecieae* с мелкосетчатой экзиной, что не согласуется с выделением его в монотипную трибу *Xerophylleae*.

Несмотря на то что род *Protolirion* по ряду морфолого-биологических особенностей очень сильно отличается как от родов сем. *Melanthiaceae*, так и от остальных родов порядка лилейных и некоторыми авторами (Cronquist, 1981; Hutchinson, 1973) выделялся в отдельное сем. *Petrosaviaceae* (вместе с родом *Petrosavia*), по палинологическим признакам род *Protolirion* близок к группе родов трибы *Narthecieae*, имеющим сетчатую поверхность экзины.

ЛИТЕРАТУРА

Косенко В. Н. Микрофотографии пыльцевых зерен и типов скульптуры экзины некоторых представителей порядков лилейных и смилаксовых. — В кн.: Жизнь растений. Т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 52—53. — *Косенко В. Н.* Палиноморфология представителей семейства *Melanthiaceae*. — В кн.: Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анат. раст. Л.: Наука, 1984, с. 80. — *Косенко В. Н.* Сравнительно-палиноморфологическое изучение некоторых родов семейства *Melanthiaceae*. — В кн.: Тез. докл. V Всесоюз. палин. конф. М.: ГИН АН СССР, 1985, с. 114—116. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1948, сер. 1, вып. 7, с. 163—262. — *Куприянова Л. А., Тарасевич В. Ф.* Роды *Tofieldia* и *Veratrum*. — В кн.: Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. 208 с. — *Мейер Н. Р., Ярошевская А. С.* О развитии оболочек пыльцевых зерен *Zigadenus sibiricus* A. Gray. — Вест. МГУ, 1971, № 6, с. 52—55. — *Соколовская А. П.* Соотношение между величиной пыльцевых зерен и числом хромосом у дальневосточных видов *Veratrum* L. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 4, с. 563—567. — *Тахтаджян А. Л.* Семейство *Melanthiaceae*. — В кн.: Жизнь растений. Т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 60—69. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука. 1987. 439 с. — *Ambrose J. D.* A re-evalution of the *Melanhioideae* (*Liliaceae*) using numeral analyses. — In: C. D. Brinckell, D. F. Culter, Mary Gregory. Petaloid Monocotyledons. Lin. Soc. Symp. Ser. N 8, 1980, p. 65—81. — *Beug H. J.* Leitfaden der Pollen-Bestimmung. Lfg 1. Jena: VEB Fischer, 1963, p. 1—63. — *Brincker R. R.* Monograph of *Schoenocaulon*. — An. Mis. Bot. Gard., 1942, vol. 29, N 4, p. 287—316. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Dahlgren R. M. T., Clifford H. T.* The monocotyledons. A comparative study. London; New York: Akademic Press, 1982. 378 p. — *Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. F.* The families of the monocotyledons. New York; Tokyo: Springer Berlin Heidelberg, 1985. 520 p. — *Dahlgren R. M. T., An-ming Lu.* The genus *Campynemanthe* (*Campynemaceae*): morphology, microsporogenesis, early ontogeny and relationships. — Nordic. J. Bot., 1985, vol. 5, p. 321—330. — *Davis R. J.* Flora of Idaho. Jowa: Dabuque, Brown Company, 1952. 828 p. — *Engler A. Liliaceae*. — In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888, T. 2, Abt. 5, S. 11—91. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. III. *Morina* L. with an addition on pollen morphology. — Swensk. Bot. Tidskr., 1945, vol. 39, N 2, p. 187—191. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p. — *Erdtman G., Berglund B., Praglowski J.* An introduction to a scandinavian pollen flora. — Grana palynol., 1961, vol. 2, N 3, p. 3—92. — *Flora* Coreana. Phyongyang: Ed. Sci. RPDC, 1976. 658 p. — *Gleason H. A.* Illustrated flora of the Northestern United States and adjacend Canada. Monocotyledonae. Cluomoss to Adam and Eve. N. Y. Bot. Gard., 1952, vol. 1. 482 p. — *Goldblatt P.* Systematics and relationships of the bigeneric Pacific family *Campynematаceae* (*Liliales*). — Bul. Mus. natn. Hist. nat. Paris. Ser. 4, t. 8, sect. B. Adansonia: N 2, p. 117—132. — *Hichcock C. L., Cronquist A.* Flora of the Pacific Northwest. 3d ed. Seattle; London: Univ. of Washington Press, 1973. 730 p. — *Hutchinson A.* The families of flowering plants. 3d ed. Oxford: Clarendon Press, 1973. 968 p. — *Ikuse M.* Pollen grains of Japan. Tokyo, 1956. 303 p. — *Krause K. Liliaceae*. — In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig: Engelmann, 1930, Bd 15A. 707 S. — *Larsen K.* Studies in the flora of Thailand. *Liliaceae*, *Triuridaceae*, *Iridaceae*, *Polygonaceae*. — Dansk. Bot. Arkiv., 1961, vol. 20 (1), p. 37—54. — *Maule S. M.* Xerophyllum tenax squawgrass its geographic distribution and its behavior on Mount Bairier Washington. — Modzono, 1959, vol. 15, N 2, p. 39—48. — *Munz P. A., Keck D. D.* A California flora. Berkeley; Los Angeles: Univ. Calif. Press, 1959. 1681 p. — *Ohwi J.* Flora of the Japan (in English) (Tokyo). Washington: Smithsonian Inst., 1965. 1067 p. — *Praglowski J., Punt W.* An elecidation of the microreticulate structure of the exines. — Grana, 1973, vol. 13, N 1, p. 45—50. — *Radulescu D.* Recherches morpho-palynologiques sur la familie *Liliaceae*. — Acta Bot. Horti. Buc., 1972—1973, p. 133—249. — *Revel J. L.* A new combination in *Tofieldia glutinosa* (*Liliaceae*). — Rhodora, 1971, vol. 73, N 793, p. 53—55. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliflоren. II. *Colchicaceae*. — Wiss. Z. F. Schiller Univ. Jena. Math.-Naturwiss. R., 1975, Bd 24, Hf 4, S. 417—428. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliflоren. IV. *Melanthiaceae*. Wiss. Z. F. Schiller Univ. Jena. Math.-Naturwiss. R., 1978, Bd 27, Hf 1, S. 87—95. — *Schulze W.* Beiträge Taxonomie der Liliflоren. X. *Asparagaceae*. Wiss. Z. F. Schiller Univ. Jena. Math.-Naturwiss. R., 1982, Bd 31, Hf 2, S. 309—330. — *Small J. K.* Flora of the Southeastern United States. New York, 1913. 1394 p. — *Takahashi M.* Pollen morphology in the genus *Heloniopsis* (*Liliaceae*). — Grana, 1982, vol. 21, N 3, p. 175—177. — *Utech F. H.* Floral vascular anatomy of *Pleea tenuifolia* Michx. (*Liliaceae-Tofieldieae*) and its reassingnment to *Tofieldia*. — An. Carnegie Mus., 1978, vol. 47, art. 18, p. 423—454. —

Utech F. H. Karyotype analysis, palynology and external seed morphology of *Tofieldia tenuifolia* (Michx.) Utech (*Liliaceae-Tofieldieae*). — An. Carnegie Mus., 1979, vol. 48, art. 10, p. 171—184. — *Walker E. H.* Flora of Okinava and Southern Ryukyu Islands. Washington, 1976. 1159 p. — *Wang Fa-tauan*, *Tang Tsin.* Flora reipublicae popularis sinicae. Monocotyledoneae. *Liliaceae* (1). Vol. 14. 1980. 308 p. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge: Univ. Press, 1973. 1245 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 I 1987.

SUMMARY

Pollen of 76 species from 21 genera of the *Melanthiaceae* family have been examined using light and scanning electron microscopes. There is no clear correlation between the taxonomic and palynological data. The species of the family studied differ in types of apertures and patterns of exine surface. Pollen morphology is the most heterogenous in the tribes *Tofieldieae* and *Narthecieae*. There are species with bi-sulcate (almost all species) and mono-sulcate (*T. nepalensis*) pollen within the genus *Tofieldia*. The types of exine are also different in this genus, i. g. foveolate, reticulate (micro-, eu-, macro-), tuberculate (*T. falcata*), tectate and intectate (*T. nepalensis*). Pollen of *Japonolirion osense* is mono-sulcate and with tuberculate intectate ektexine. The genera *Helonias*, *Heloniopsis* and *Ypsilandra* have similar pollen with structure differing from other *Narthecieae*. Pollen morphology is the most homogenous in the tribe *Melanthieae*, it is mono-sulcate, with reticulate and tectate types of exine and operculum. Pollen of *Campynemanthe* has no apertures. Pollen of *Lophiola* is mono-sulcate, with reticulate and tectate exine similar to that of the genera *Aletris*, *Narthecium* and *Nietneria*.

УДК 576.3 : 581.84 : 633.11

Л. И. Орел, И. Г. Шмараев

ПРОЦЕСС КЛЕТКООБРАЗОВАНИЯ В ЭНДОСПЕРМЕ *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*)

L. I. ORYOL, I. G. SHMARAYEV. CELL FORMATION PROCESS IN *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*) ENDOSPERM

Представлены результаты исследования и предложена схема процесса клеткообразования в эндосперме *Triticum aestivum*. Показано, что этот процесс, начинающийся на 2-й день после опыления во всех частях эндосперма, происходит единообразно и завершается на 5—6-й день исчезновением центральной вакуоли. Клеткообразование осуществляется обычным для клеток высших растений способом, т. е. только на основе флагмопластов, возникающих как между сестринскими, так и несопроизводными ядрами. Выяснены топография и последовательность формирования сначала радиальных, а затем и тангентальных клеточных пластинок, исследована их ультраструктура. Обсуждаются некоторые особенности клеткообразования, вызванные, по-видимому, сильной вакуолизацией цитоплазмы эндосперма.

В соответствии с нуклеарным типом развития первые деления ядер эндосперма *Triticum aestivum* не сопровождаются заложением клеточных пластинок. Это приводит к формированию крупного ценоцита, цитоплазма которого, содержащая свободные ядра эндосперма, располагается в виде узкого слоя, примыкающего к оболочке зародышевого мешка, в то время как практически весь объем последнего занимает большая центральная вакуоль. После того как в цитоплазме эндосперма уже насчитывается более 100 ядер, начинается процесс клеткообразования, который за несколько дней приводит к замещению свободноядерного эндосперма клеточным (Buttrose, 1963; Benett et al., 1973; Mares et al., 1975, 1977; Morrison, O'Brien, 1976; Fineran et al., 1982; Шмараев, 1983а, б). Время и топография заложения первых клеточных пластинок, механизм этого процесса, а также весь ход сокращения и исчезновения центральной вакуоли и формирования клеточного эндосперма пшеницы неоднократно были предметом тщательного изучения, однако данные по этим вопросам весьма противоречивы. В литературе, посвященной процессу клеткообразования в ходе эндоспермогенеза пшеницы, а также ряда других покрытосеменных растений, наряду с данными о заложении клеточных пластинок только в связи с формированием фрагмопластов (Möle-Bajer, 1965; Батыгина, 1974; Соколов, Гераськова, 1974; Соколов, Крамаренко, 1974; Банникова, 1975; Петрова, 1977; Соколов, 1980, 1983; Соколов и др., 1980; Fineran et al., 1982; Шмараев, 1983а, б) существует точка зрения о развитии клеточных стенок, не связанном с кариокинезом, формированием митотических веретен и заложением фрагмопластов. Такой механизм клеткообразования допускается либо для определенных частей эндосперма (халазальной и реже субхалазальной) (Модилевский, 1953, 1963; Модилевский и др., 1958; Худяк, 1963; Olszewska, Gabara, 1966), либо как один из возможных механизмов цитокинеза (Newcomb, 1973; Newcomb, Fowke, 1973; Mares et al., 1975, 1977; Чабан, 1975; Morrison, O'Brien, 1976). Основным предметом разногласий является механизм формирования первых эндоспермальных клеток, а также вопрос о том, закладываются ли первые клеточные пластинки только на основе фрагмопластов или же их развитие не связано с кариокинезом и осуществляется свободно.

В данной статье изложены результаты исследования процесса цитокинеза в эндосперме пшеницы, полученные как на светооптическом, так и электронно-

микроскопическом уровнях. Одновременное использование полутонких и ультратонких срезов, полученных с одних и тех же блоков, выявило ряд морфологических деталей, позволяющих составить схему клеткообразования и по возможности подробнее остановиться на механизме этого процесса.

Материал и методика

Растения мягкой пшеницы *T. aestivum* L. выращивали в открытом грунте и в условиях теплицы. Выделенные из семяпочек зародышевые мешки темпорально фиксировали по общепринятой электронно-микроскопической методике в 4—5 %-м растворе глутарового альдегида с постфиксацией в забуференном 1—2 %-м растворе OsO_4. Для повышения качества фиксации при приготовлении фиксаторов использовали 0.2 М фосфатный буфер, содержащий 0.001 М $CaCl_2$. При обезвоживании материал выдерживали ночь в насыщенном растворе уранилацетата в 70 %-м спирте. Далее зародышевые мешки заключали в эпоновые смолы и выдерживали там без полимеризации в течение 5—8 дн. Ультратонкие срезы для электронной микроскопии контрастировали растворами уранилацетата и цитрата свинца. Полутонкие срезы (толщиной 1 мкм) окрашивали раствором толуидинового синего.

Результаты и обсуждение

Проведенное цитологическое исследование показало, что первые клеточные пластинки появляются в цитоплазме эндосперма на 2-й день после опыления в микропилярной, а затем в халазальной его областях, когда в нем насчитывается около 100 свободных ядер (см. таблицу, *1—3*; рисунок, *а*). Распространяясь на соседние зоны, процесс клеткообразования захватывает весь эндосперм, который за 5—6 дн полностью заполняется клетками. Формирование первых клеточных пластинок происходит в радиальном направлении во внешнем (дистальном) слое цитоплазмы эндосперма, вблизи оболочки зародышевого мешка. По мере своего развития новообразующиеся клеточные пластинки смыкаются с оболочкой зародышевого мешка, в то время как незамкнутые участки стенок продолжают формироваться по направлению к центральной вакуоли (см. таблицу, *3*; рисунок, *б*).

Формирующиеся клеточные пластинки представляют собой скопления мелких пузырьков, которые, сливаясь друг с другом, формируют молодую клеточную стенку (см. таблицу, *4—6*). Везикулы берут свое начало, по-видимому, от расположенных рядом активно функционирующих диктиосом, многочисленность которых, а также то, что в некоторых случаях они достигают гипертрофированного развития, говорят о первостепенной роли этих органелл в процессе клеткообразования. Однако на основании имеющегося фактического материала представляется вероятным участие в процессе клеткообразования и системы эндоплазматического ретикулума (ЭР), также производящей множество везикул. Общеизвестен факт биохимического и структурного различия мембран ЭР и плазмалеммы (Matile, 1975), который является серьезным аргументом против прямого участия системы ЭР в формировании плазмалеммы клеточной стенки, но если допустить, что в синтезе клеточных оболочек участвуют оба компонента мембранной системы клетки, то можно предположить, что ЭР и диктиосомы секретируют вещества различной природы. Комплексы Гольджи, по-видимому, производят везикулы, несущие полисахариды, а цистерны ЭР — везикулы, содержащие определенные ферменты, необходимые для синтеза клеточных оболочек.

Довольно часто в зоне формирования клеточных пластинок обнаруживали группы микротрубочек, ориентированных всегда перпендикулярно направлению формирования стенок (см. таблицу, *4—6*). Такие картины по своей ультраструктуре идентичны типичным фрагмопластам, закладывающимся в процессе цитокинеза между сестринскими ядрами в сформированных клетках эндосперма. На этом основании можно заключить, что система микротрубочек, ассоциированная с зоной формирования стенок в цитоплазме эндосперма, вместе с везикулами, слияние которых обусловливает формирование клеточной пла-

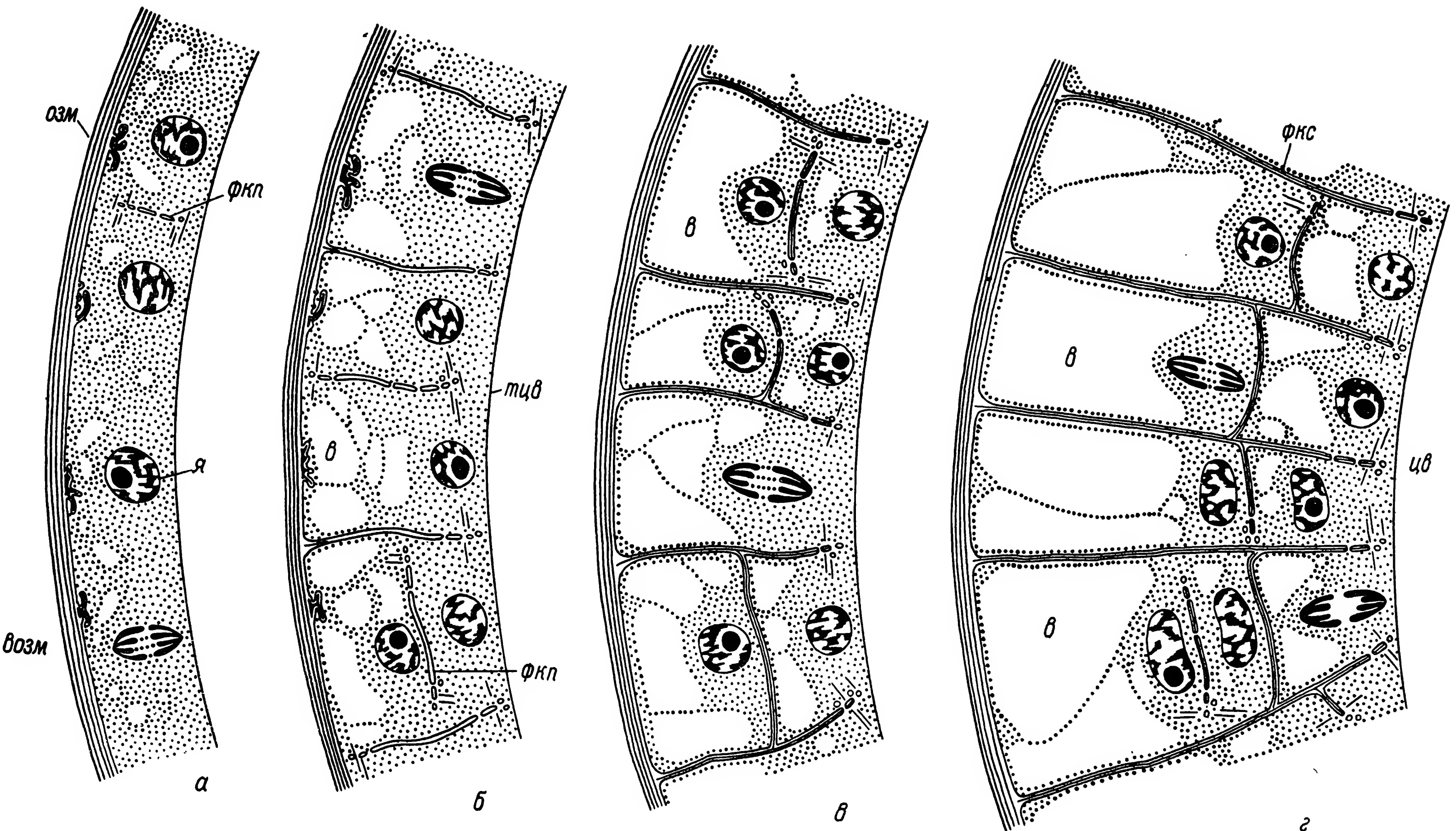


Схема процесса клеткообразования в эндосперме *Triticum aestivum*.

а — 1-й день, *б* — 2-й день, *в* — 3-й день, *г* — 4—5-й день эндоспермогенеза. *в* — вакуоль, *возм* — вырост оболочки зародышевого мешка, *озм* — оболочка зародышевого мешка, *твц* — тонопласт центральной вакуоли, *фкп* — формирующаяся клеточная пластинка, *фкс* — формирующаяся клеточная стенка, *цв* — центральная вакуоль, *я* — ядро.

стинки, представляет собой структуры фрагмопластов, образовавшихся после кариокинеза между свободными ядрами эндосперма. В процессе клеткообразования микротрубочки, возникающие в цитоплазме и располагающиеся в зависимости от ориентации фигур деления ядер и их местоположения, по-видимому, осуществляют ориентацию и транспорт везикул аппарата Гольджи и ЭР в зоны активного формирования клеточных пластинок и тем самым определяют места наиболее интенсивного синтеза и в конечном итоге задают направление заложения клеточных стенок. Фрагмопласты формируются как между сестринскими, так и несестринскими ядрами, что подтверждается формированием стенок в различных направлениях, а также тем, что стенки, возникающие на основе фрагмопластов, отделяют друг от друга практически каждое ядро ценоцитного эндосперма. Таким образом, можно заключить, что заложение клеточных пластинок и последующее формирование стенок в нуклеарном эндосперме пшеницы происходят единообразно во всех его частях и осуществляются только на основе фрагмопластов, т. е. обычным для клеток высших растений способом.

На основании экспериментального материала нами предложена следующая схема процесса клеткообразования в эндосперме пшеницы. Одновременно с заложением первых радиальных клеточных пластинок, которые по мере своего развития смыкаются с оболочкой зародышевого мешка (см. таблицу, *7*; рисунок, *а*, *б*), во внешнем (дистальном) слое эндоспермальной цитоплазмы происходит увеличение числа мелких вакуолей, которые, сливаясь в более крупные, постепенно оттесняют цитоплазму с содержащимися в ней ядрами в сторону центральной вакуоли. Таким образом, внешний слой цитоплазмы эндосперма, примыкающий к оболочке зародышевого мешка, заполняется крупными вакуолями и цитоплазма в нем располагается в виде тонких пристенных тяжей, а внутренний слой, примыкающий к тонопласту центральной вакуоли, содержит основную массу цитоплазмы, в которой находятся ядра эндосперма и участки наиболее активного синтеза клеточных стенок. Оболочки будущих клеток еще не замкнуты, так что внутренний слой цитоплазмы является общим для соседних еще не сформированных клеток (см. рисунок, *б*).

После формирования радиальных клеточных пластинок, а в некоторых случаях и одновременно с ним, в зависимости от ориентации фигур деления происходит заложение клеточных пластинок в тангентальном направлении. Последние по мере своего развития смыкаются с уже заложившимися радиальными стенками, формируя замкнутую клеточную оболочку (см. таблицу, *8*; рисунок, *в*). В ряде случаев из-за большого расстояния между радиальными стенками и (или) в связи с сильной вакуолизацией цитоплазмы, которая препятствует нормальному ходу цитокинеза, тангентальная пластинка смыкается с радиальной только одним своим краем, в то время как другой остается незамкнутым. В результате этого образуются характерные вилкообразные структуры, часто видимые на срезах, сформированные молодыми клеточными стенками, как бы исходящими из одной точки. Однако в скором времени незамкнутый участок тангентальной стенки соединяется с радиальной, завершая тем самым формирование клетки дистального слоя эндоспермальной ткани. Внутренний слой цитоплазмы, содержащий свободные ядра, таким образом, ограничивается с одной стороны тонопластом центральной вакуоли, а с другой — только что сформированными клеточными оболочками. В этом слое цитоплазмы продолжают развиваться участки радиальных клеточных стенок, оставшиеся незамкнутыми.

Наряду с этим в слое цитоплазмы, который примыкает к только что сформированным клеточным оболочкам, вновь происходит процесс вакуолизации, что в конечном итоге приводит к дальнейшему оттеснению цитоплазмы со свободными ядрами в сторону центральной вакуоли. Результатом этого процесса являются уменьшение размеров центральной вакуоли и последовательное перемещение слоя цитоплазмы, процесс цитокинеза в котором не завершен, т. е. слоя, содержащего свободные ядра и незамкнутые формирующиеся клеточные стенки, к центру зародышевого мешка. Вместе с цитоплазмой оттесняется и аппарат микротрубочек, который, как правило, всегда располагается между свободными ядрами. Таким образом, происходят смещение зоны наиболее интенсивного формирования стенок к центру зародышевого мешка и как бы надстраивание незамкнутых участков клеточных стенок в радиальном направлении. Во время

заложения тангентальных клеточных пластинок процесс синтеза незамкнутых участков радиальных стенок замедляется или даже прекращается. В это время последние представляют собой бесструктурные вздутия, имеющие умеренную электронную плотность, в которых не выявляется срединная пластинка (см. таблицу, *9*). В зоне синтеза выявляется незначительное количество свободных везикул, несмотря на то что рядом по-прежнему находятся активно функционирующие диктиосомы. После завершения формирования тангентальных стенок развитие радиальных стенок возобновляется.

В зависимости от ориентации фигур деления ядер вновь происходят заложение и ориентация клеточных пластинок в тангентальном направлении, которые, смыкаясь с радиальными стенками, завершают формирование очередного слоя эндоспермальных клеток. Формирование последующих внутренних слоев осуществляется аналогичным образом с той лишь разницей, что число свободных ядер постепенно уменьшается и, следовательно, уменьшается число клеток во внутренних слоях эндосперма (см. таблицу, *10—13*; рисунок, *г*).

Одновременно с формированием внутренних слоев клеток уже сформированные клетки на периферии эндосперма делятся как тангентально, так и радиально, увеличивая тем самым число слоев эндоспермальных клеток. По мере возрастания числа клеток, а также в результате увеличения их объема, на 5—6-й день эндоспермогенеза, центральная вакуоль сильно уменьшается (см. таблицу, *14*). Незамкнутые клеточные стенки, окружающие ее тонопласт с противоположных сторон, сближаются и затем соединяются, завершая тем самым переход нуклеарного эндосперма в клеточное состояние. Заключительное формирование клеточных пластинок происходит, по-видимому, в тангентальном направлении, однако заложение фрагмопластов в центре эндосперма носит несколько беспорядочный характер, в результате чего клетки в этой области имеют неправильные контуры (см. таблицу, *15*). Клетки эндосперма пшеницы, в основном по его периферии,продолжают делиться до 10-го дня эндоспермогенеза и дают начало как клеткам алейронового и субалейронового слоев, так и периферическим клеткам крахмалистого эндосперма.

Таким образом, наши данные в целом согласуются с данными, полученными ранее при изучении эндосперма *T. aestivum* (Fineran et al., 1982), согласно которым клеткообразование в эндосперме нуклеарного типа осуществляется только на основе фрагмопластов, т. е. обычным для клеток высших растений способом. Однако вышеназванные авторы, по нашему мнению, уделили мало внимания процессу вакуолизации цитоплазмы эндосперма, который является неотъемлемым условием формирования и развития любой запасающей ткани. Исходя из наших данных вакуолизация цитоплазмы играет одну из первостепенных ролей в процессе заполнения клетками всего эндосперма, обеспечивая смещение зоны активного синтеза клеточных пластинок к центру зародышевого мешка.

Основным возражением против заложения клеточных пластинок в эндосперме пшеницы на основе фрагмопластов является отсутствие аппарата микротрубочек в зоне синтеза стенок. На ультраструктурном уровне нам также не всегда удавалось обнаружить микротрубочки фрагмопласта, однако этот факт может быть объяснен высокой лабильностью данных структур и их разрушением в процессе препарирования материала. Это подтверждается, в частности, тем, что добавление в фиксаторы хлористого кальция, который стабилизирует аппарат микротрубочек и предохраняет его от разрушения, позволило значительно чаще выявлять эти структуры. Более того, необходимо отметить, что использование ультратонких срезов, толщина которых не превышает 60 нм, позволяет видеть лишь незначительную часть скопления микротрубочек и, таким образом, в некоторых случаях на одном из двух серийных срезов аппарат микротрубочек выявляется, на другом — нет. Временное отсутствие микротрубочек в зоне синтеза радиальных стенок может быть, по-видимому, объяснено также приостановкой развития последних во время формирования тангентальных стенок.

С другой стороны, D. Mares с соавторами (1975, 1977), наблюдая скопления микротрубочек в зонах активного формирования клеточных стенок и отмечая сходство данных структур с фрагмопластами, тем не менее сделали заключение,

что процесс клеткообразования в эндосперме пшеницы не связан с заложением фрагмопластов и осуществляется благодаря свободному росту стенок. К такому же заключению пришли I. Morrison и O'Brien (1976), также работавшие с эндоспермом пшеницы. Однако внимательное изучение фотографий, предложенных последними авторами в качестве иллюстраций свободного развития оболочек, допускает иную интерпретацию. Так, образования, рассматриваемые ими как формирующиеся клеточные стенки, не характеризуются ни наличием плазмодесм, ни заметной срединной пластинкой и представляют собой, по нашему мнению, выросты (протуберанцы) оболочки зародышевого мешка.

Еще одним аргументом авторов, высказывающихся в пользу свободного формирования клеточных стенок в эндоспермальной ткани, служит тот факт, что процесс клеткообразования происходит во время интерфазного состояния ядер эндосперма. Действительно, нами также отмечена эта особенность, которая имеет довольно редкие исключения. Однако это явление, на наш взгляд, может быть объяснено скоротечностью кариокинеза и отставанием процесса цитокинеза от кариокинеза, вызванным сильной вакуолизацией цитоплазмы эндосперма, которая приводит к постепенному оттеснению цитоплазмы, ядер и микротрубочек в сторону центральной вакуоли. Микротрубочки продолжают функционировать в процессе заложения клеточных пластинок и после того, как ядра перешли в интерфазное состояние. Таким образом, сильная вакуолизация цитоплазмы эндосперма препятствует нормальному ходу цитокинеза и делает его как бы продолженным во времени.

С другой стороны, методом микрокиносъемки в клетках эндосперма *Haemanthus katherinae* (in vitro) в динамике были показаны возможность формирования фрагмопластов во время интерфазного состояния ядер и последующее заложение на них клеточных пластинок (Möle-Bajer, 1965). Таким образом, факт интерфазного состояния ядер является недостаточно убедительным аргументом в пользу свободного развития клеточных стенок.

В связи с вышеизложенным мы можем заключить, что процесс клеткообразования в эндосперме пшеницы осуществляется обычным для клеток высших растений способом, т. е. только на основе фрагмопластов, возникающих как между сестринскими, так и несопроизводными ядрами. Особенности этого процесса, выражающиеся в отставании цитокинеза от кариокинеза и в формировании клеточных стенок между интерфазными ядрами, вызваны, по-видимому, сильной вакуолизацией цитоплазмы эндосперма, которая является неотъемлемым условием развития эндоспермальной ткани.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. П. Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений. Киев: Наук. думка, 1975. 284 с. — *Батыгина Т. Б.* Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Модилевский Я. С.* Эмбриология покрытосеменных растений. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 224 с. — *Модилевский Я. С.* Цитоэмбриология высших растений. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. 371 с. — *Модилевский Я. С., Оксиюк П. Ф., Худяк М. И.* и др. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Киев: Изд-во АН УССР, 1958. 336 с. — *Петрова Т. Ф.* Цитоэмбриология лилейных (подсемейство *Lilioideae*). М.: Наука, 1977. 214 с. — *Соколов И. Д.* Развитие эндосперма нуклеарного типа: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1980. 41 с. — *Соколов И. Д.* Исследование процесса заполнения клетками эндосперма центральной части зародышевого мешка (при нуклеарном типе эндосперма). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 10, с. 1333—1340. — *Соколов И. Д., Гераськова Т. Н.* Клеткообразование в эндосперме *Iris pseudacorus* L. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 5, с. 645—649. — *Соколов И. Д., Крамаренко Ю. П.* Нарушения клеткообразования в эндосперме *Iris pseudacorus* L. — Цитология и генетика, 1974, т. 8, № 1, с. 66—68. — *Соколов И. Д., Петров А. П., Крамаренко Ю. П.* Динамика клеткообразования в эндосперме *Iris pseudacorus* L. и *I. pumila* L. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 11, с. 1576—1582. — *Соколов И. Д., Романов И. Д., Аминов Н. Х.* Цитология эндосперма цветковых растений. Киев; Донецк: Вища школа, 1980. 143 с. — *Худяк М. И.* Эндосперм покрытосеменных растений. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. 120 с. — *Чабан И. А.* Эмбриология и эндоспермогенез *Reseda lutea* L. и *Chelidonium majus* L. по данным световой и электронной микроскопии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1975. 26 с. — *Шмараев И. Г.* Ультраструктурное изучение начальных этапов развития эндосперма *Triticum aestivum* L. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1983а, т. 74, с. 15—21. — *Шмараев И. Г.* Цитология эндосперма зерновки пшеницы *Triticum aestivum* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1983б. 17 с. — *Bennett M. D., Rao M. K., Smith I. B., Bayliss M. W.* Cell development in the anther, the ovule and the young seed of *Triticum aestivum* L. var. *chinese* spring. — Phil. Trans. R. Soc. Lond., 1973, ser. B, vol. 266, p. 39—81. —

Buttrose M. S. Ultrastructure of the developing wheat endosperm. — Aust. J. Biol. Sci., 1963, vol. 16, N 2, p. 305—317. — *Fineran B. A.*, *Wild D. J. C.*, *Ingerfeld M.* Initial wall formation in the endosperm of wheat, *Triticum aestivum*: a reevalution. — Can. J. Bot., 1982, vol. 60, N 9, p. 1776—1795. — *Mares D. J.*, *Norstog K.*, *Stone B. A.* Early stages in the development of wheat endosperm. I. The change from free nuclear to cellular endosperm. — Aust. J. Bot., 1975, vol. 23, N 2, p. 311—326. — *Mares D. J.*, *Stone B. A.*, *Jeffery C.*, *Norstog K.* Early stages in the development of wheat endosperm. II. Ultrastructural observation on cell wall formation. — Aust. J. Bot., 1977, vol. 25, N 6, p. 599—613. — *Matile Ph.* The lytic compartment of plant cells. Wien, 1975. 175 p. — *Morrison I. N.*, *O'Brien T. P.* Cytokinesis in the developing wheat grain. Division with and without a phragmoplast. — Planta, 1976, vol. 130, N 1, p. 57—67. — *Möle-Bajer J.* Telophase segregation of chromosomes and amitosis. — J. Cell Biol., 1965, vol. 25, N 1, pt 2, p. 79—93. — *Newcomb W.* The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. — Can. J. Bot., 1973, vol. 51, N 5, p. 879—890. — *Newcomb W.*, *Fowke L. C.* The fine structure of the change from the free-nuclear to cellular condition in the endosperm of chickweed *Stellaria media*. — Bot. Gaz., 1973, vol. 134, N 3, p. 236—241. — *Olszewska M.*, *Gabara B.* Recherches sur les cytokineses dans l'endosperme d'*Iris pseudacorus* et d'*Iris sibirica*. I. Les cytikineses au cors du developement de l'endosperme. — Acta Soc. Bot. Polon., 1966, vol. 35, N 4, p. 557—573.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 5 IX 1986.

SUMMARY

The scheme of cell formation in wheat nuclear endosperm is suggested based on the results of the electron microscope investigation. The process is initiated on the second day after pollination and is uniform in all parts of endosperm, ending on the fifth or sixth day by disappearance of central vacuole. Cell formation is realized in a usual for the higher plant cells way, i. g. only on the base of phragmoplast formation, which appear between both sister and noncoderivative nuclei. The topography and sequence of radial and then tangential cell plates and their ultrastructure are studied. Some features of the cell formation which are probably related to high degree of endospermal cytoplasm vacuolation are discussed.

УДК 582.663 : 581.46

С. А. Волгин

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЦВЕТКА В СЕМЕЙСТВЕ *AMARANTHACEAE* И ТЕНДЕНЦИИ ЕГО СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

S. A. VOLGIN. ORIGIN AND TRENDS OF SPECIALIZATION OF FLOWER IN THE *AMARANTHACEAE* FAMILY

На основе анализа морфологии и васкулярной анатомии цветка *Pleuropetalum darwinii* и *Deeringia amaranthoides* из трибы *Celosieae* сем. *Amaranthaceae* построена модель исходной формы и уточнены тенденции эволюционной специализации цветка в семействе. Полученные данные позволяют корректировать представление о типе строения цветка предковой для амарантовых группы, обсудить возможность их непосредственных родственных связей с сем. *Phytolaccaceae*.

Цветки представителей семейств *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae*, в типе имеющие 5 листочков простого околоцветника, 5 противолежащих им тычинок и синкарпный гинецей из 2—3 плодолистиков с единственным базальным семязачатком в полости завязи, по-видимому, наиболее просто устроены в порядке *Caryophyllales*. Согласно взглядам Р. Веттштейна (1912) и Н. И. Кузнецова (1914), которые восходят к ранним концепциям A. W. Eichler (1878), эта простота первична. В настоящее время преобладает мнение о вторичности просто устроенных цветков видов семейств *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae*, обусловленной эволюционной редукцией (Thorne, 1976; Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981), несмотря на то что до сих пор не удалось построить сколько-нибудь полный сравнительно-морфологический ряд, связывающий типичный для этих семейств цветок с цветками менее редуцированных форм. Для поиска недостающих звеньев такого ряда особенно интересно сем. *Amaranthaceae*, так как к нему принадлежат не только роды с односемянными завязями, но и с многосемянными, которые объединены в трибу *Celosieae*.

J.-B. Payer (1857) изучил развитие цветков *Alternanthera tenella* Moq., *Amaranthus albus* L. и *Celosia margaritaceae* L. (=*C. argentea* L.). Члены околоцветника и андроцея цветков всех трех видов закладываются последовательно и расположены спирально. В завязях перегородки не образуются. Семязачатки *Alternanthera tenella* и *Amaranthus albus* развиваются из верхушки зачаточного цветка, что позднее для *Amaranthus paniculatus* L. подтвердил H. Pankow (1962). У *Celosia margaritaceae* верхушка оси цветка функционирует как центральная колонка, на которой в верхней части по числу плодолистиков закладываются 3 противолежащие им семязачатка, а последующие возникают ниже, т. е. в центробежной последовательности. Эти факты позволили интерпретировать плаценту амарантовых как осевую, а ее многосемянность у видов рода *Celosia* — как результат вторичного умножения числа семязачатков (Moeliono, 1970). Гипотеза вторичного умножения числа членов цветка была использована и для объяснения аномально большого числа тычинок в цветке одной из форм *Achyranthes aspera* L. (Joshi, 1932). Все это свидетельствовало скорее в пользу теории Веттштейна.

Васкулярная анатомия цветка впервые исследована у *Digera arvensis* Forsk. (Joshi, Rao, 1934). Показано, что в основание цветоножки входит единственный подковообразный пучок, который распадается на два при отхождении от него однопучковых следов прицветничков. В пазухах последних развиваются колючие чешуи, гомологичные редуцированным пазушным цветкам. Их следы также

однопучковые, оставляют в стеле цветоножки прорывы, не зависимые от прорывов следов прицветничков. После отхождения следов чешуй проводящие ткани цветоножки образуют замкнутый цилиндр, который прерывается пятью лакунами при отхождении от него следов пяти листочков околоцветника. Следы внешних двух листочков трехпучковые, а трех — однопучковые. Однопучковость следов внутренних листочков признана первичной и связанной с их стаминодиальным происхождением. После отхождения следов тычинок, оставляющих независимые лакуны, проводящая ткань цветоложа организуется в центральный крупный и 2 более мелких боковых тяжа. Мелкие пучки соответствуют дорсальным жилкам двух плодолистиков, которые проходят в стенку завязи и продолжаются в лопасти рыльца. Крупный центральный пучок входит в семязачаток.

Сходная васкуляризация цветка отмечена для *Psilostachys sericea* Hook. f. (Bakshi, 1952). В отличие от *Digera arvensis* у этого вида в каждый листочек околоцветника входят по 3 пучка. Боковые пучки соседних листочков отчленяются от стели цветоложа единым тяжем, оставляющим свою лакуну.

Уточняя выводы предшествующих исследователей, T. S. Bakshi и S. L. Chhajlani (1953) переисследовали васкулярную анатомию цветка *D. arvensis* и показали, что чешуи в пазухах прицветников гомологичны дихазиальным соцветиям. Изучение большего числа видов позволило точнее объяснить строение проводящей системы околоцветника амарантовых. В основу ряда ее эволюционных преобразований был положен тип отхождения следов у *Pupalia lappacea* Moq. Следы трехпучковые. Средние пучки оставляют свою лакуну, а боковые соседних листочков в основании слиты и образуют общий прорыв или отходят от общей лакуны независимо. В каждый листочек околоцветника *Gomphrena globosa* L. входит только один неветвящийся пучок. Тип васкуляризации листочков околоцветника *Digera arvensis* составляет промежуточный вариант между типами *Pupalia lappacea* и *Gomphrena globosa*. Переход к однопучковости следа объяснен слиянием боковых и средних пучков, так как у *Achyranthes aspera* при типе проводящей системы околоцветника как у *Pupalia lappacea*, наблюдается иногда отхождение среднего и бокового пучков с образованием общего прорыва.

Разные варианты проводящей системы примерно соответствуют типам специализации околоцветника, который у *Pupalia lappacea* в равной мере с прицветничками несет защитную функцию. У *Psilostachys sericea* это выполняют листочки околоцветника; у *Gomphrena globosa* прицветнички и внутренние листочки околоцветника редуцированы, а функцию покровов цветка осуществляют лишь 2 внешних листочка. Тому же служат сильно развитые (в ущерб околоцветнику) прицветнички у *Achyranthes aspera*.

Васкуляризация андроцея и генецея у всех изученных до сих пор видов однотипна и соответствует в общем схеме, установленной ранее A. C. Joshi и C. V. Rao (1934). Гинецей везде признан двуплодолистиковым; дорзальные жилки могут слепо оканчиваться вскоре после вхождения в стенку завязи (*Psilostachys sericea*) или продолжаются в ней на значительное расстояние (*Pupalia lappaceae*, *Achyranthes aspera*, *Gomphrena globosa*), достигая у *Digera arvensis* лопастей рыльца (Joshi, 1932; Bakshi, 1952; Bakshi, Chhajlani, 1953).

Позднейшие исследования (Sebastian, Despande, 1973) показали, что у *Amaranthus leucocarpus* S. Wats. можно наблюдать еще более полную редукцию проводящей системы околоцветника, формирование однополовости цветка. Гинецей у этого вида составлен тремя плодолистиками.

Изучение анатомического строения нектарников амарантовых (Zandonella, 1967) и способов опыления у представителей этого семейства (Zandonella, 1977a) позволило сделать заключение, что исходным типом нектарника в семействе был плоский интрастаминальный диск (расположенный внутрь от тычиночного круга), который у отдельных видов рода *Celosieae* модифицировался в кольцевидный валик, а в цветке других триб железистая ткань сместилась под внутреннюю эпидерму стаминальной трубки; у некоторых видов нектарник редуцируется (Zandonella, 1977b).

Таким образом, в настоящее время приблизительно очерчены основные эволюционные линии преобразования околоцветника амарантовых, сделана

попытка объяснить эволюцию нектарника в семействе. Что же касается реконструкции примитивного типа цветка в целом, то она еще не сделана, что, на наш взгляд, связано с плохой изученностью примитивных видов трибы *Celosieae*, в особенности их гинецея. Нашей задачей было исследование морфологии и васкулярной анатомии цветка двух видов этой группы.

Материал и методика

Цветки *Pleuropetalum darwinii* Hook. f. были собраны в 1985 г. в оранжереях Главного ботанического сада АН СССР, а *Deeringia amaranthoides* Merrill — в ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Сотрудникам этих учреждений, оказавшим помощь в сборе материала, автор выражает глубокую благодарность. Материал фиксировали в смеси FAA (Sass, 1951). По стандартной методике были изготовлены постоянные препараты серий продольных и поперечных срезов цветков толщиной 10—15 мкм, окрашенные водным синим и хризоидином. Использовали и тотальные препараты отдельных частей цветка, просветленные хлорал-лактофенолом. Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Pleuropetalum darwinii. Цветки (рис. 1, *А*, *Б*) собраны в конечные кисти, обоеполые, актиноморфные, 5—8 мм в диаметре. Цветоножка массивная, несет 2 широкотреугольных прицветничка, тесно сближенных с цветком. В пазухах прицветничков какие-либо рудименты пазушных цветков отсутствуют. Иногда на нижних веточках соцветия появляются боковые цветки, которые, однако, развиваются в пазухах дополнительных прицветных листьев, расположенных ниже прицветничков, сближенных с цветком. Листочков околоцветника 5 — овальных, бледно-желтых, мясистых, при распускании широко не расходящихся. Тычинок 8, расположенных не строго супротивно или в чередовании с листочками околоцветника (по Schinz, 1894, тычинок может быть до 10), в основании объединенных чашевидной трубкой, охватывающей основание завязи. Под внутренней эпидермой в нижней части тычиночной трубки расположена железистая ткань нектарника (рис. 1, *В*). Здесь на трубке образуется небольшое вздутие. Пестик грушевидный, в основании резко суженный, с очень коротким столбиком и 5-лопастным (не 4-лопастным — Schinz, 1894) рыльцем, т. е. составлен пятью плодолистиками. Полость завязи в самой нижней части (рис. 2, *Ж*) разделена на очень неглубокие рудиментарные гнезда, на большем своем протяжении 1-гнездная. Семязачатки многочисленные, прикрепляются к широкой массивной центральной колонке (рис. 1, *В*), но несколько семязачатков прикреплены к стенке завязи сразу над многогнездным участком ее полости (рис. 2, *З*).

Под прицветничками проводящая система цветоножки представляет собой на поперечном срезе сплошное, вытянутое перпендикулярно срединной плоскости цветка кольцо проводящих тканей. Оно разрывается при отхождении 1-пучковых следов прицветничков двумя лакунами (рис. 2, *А*), а затем и вовсе распадается на отдельные, но тесно сближенные пучки. Следы двух внешних листочков околоцветника 3-пучковые (рис. 2, *Б*, *В*) при отхождении, каждый пучок следа оставляет в проводящей системе цветоложа свою лакуну (редко один из боковых и средний пучок имеют общую лакуну). Следы трех внутренних листочков (рис. 2, *В*, *Г*) при отхождении 1-пучковые, оставляют 1 лакуну, в основании листочка разветвляются на 3 пучка. В основании всех листочков боковые пучки многократно ветвятся, так что в пластинке проходит много одинаково развитых параллельных жилок. Перед отхождением тычиночных следов (рис. 2, *Г*) пучки цветоложа вновь сливаются в сплошное кольцо. Однопучковые следы тычинок ответвляются почти одновременно (иллюзия последовательного их отхождения создается исключительно из-за легкой скошенности срезов), оставляя быстро замыкающиеся лакуны (рис. 2, *Д*). Пучки тычиночных следов амфикрибральные. При отхождении пучков в гинецей (рис. 2, *Е*) проводящая ткань цветоложа распадается на многочисленные, беспорядочно расположенные на поперечном срезе пучки. Из них 10—12 периферических входят в стенку за-

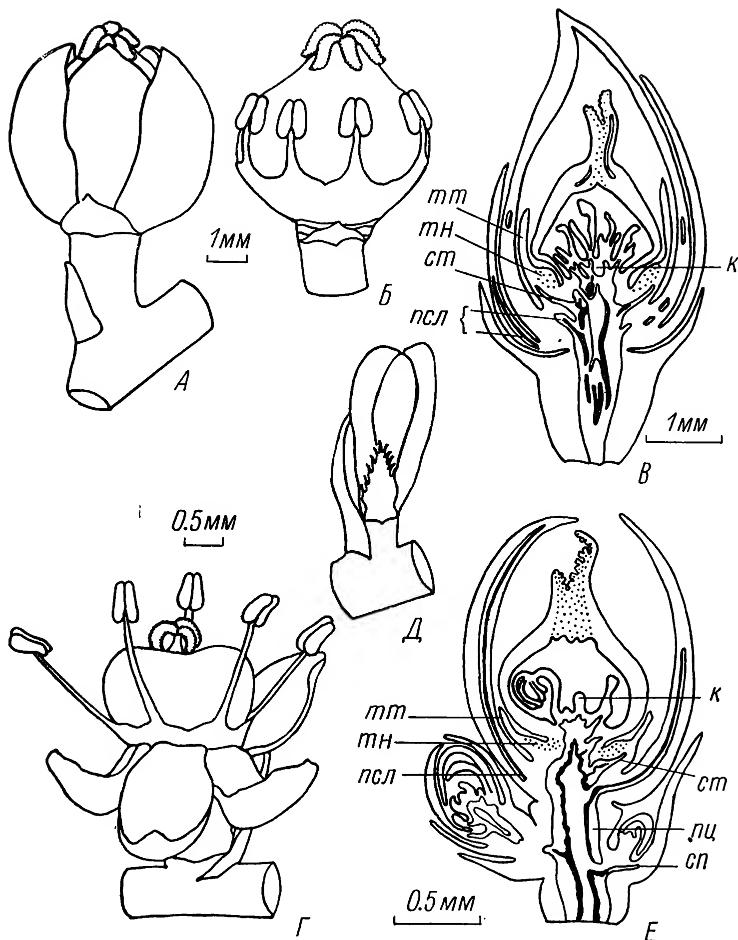


Рис. 1. Строение цветка *Pleuropetalum darwinii* (*А—В*) и цветка *Deeringia amarantoides* (*Г—Е*).

А, Г — внешний вид; **Б** — гинецей и андроцей; **В, Е** — продольный срез; **Д** — бутон перед распусканием. Здесь и далее: *тт* — тычиночная трубка, *тн* — ткань нектарника, *ст* — след тычинки, *псл* — пучок следа листочка околоцветника, *к* — центральная колонка, *пц* — пучок цветоложа, *сп* — след прицветничка.

вязи, а остальные многократно ветвятся и становятся следами семязачатков. Пучки, проходящие в стенке завязи, не отличаются друг от друга по величине, некоторые из них без особых закономерностей разветвляются. Все они входят в короткий столбик, где большинство слепо оканчиваются, а 5 продолжаются в лопасти рыльца. Их и следует считать дорзальными жилками.

Интересной особенностью анатомии цветка *P. darwinii* следует считать включения оксалата кальция в виде кристаллического песка в отдельных клетках всех частей цветка, а также его скопление в проводящих элементах ксилемы. Мелкие кристаллы могут слипаться в плотные массы, сильно затрудняющие резку материала на микротоме.

Deeringia amaranthoides. Цветки (рис. 1, *Г*, *Д*) собраны в конечные и боковые кисти, обоеполые, актиноморфные, 4—6 мм в диаметре. Цветоножка короткая, несет 2 ланцетных, в верхней части бахромчатых прицветника. В пазухах прицветников располагаются рудиментарные боковые цветки, которые развивают все свои части, кроме семязачатков, но в норме не распускаются. Листочков околоцветника 5 — овальных, белых, тонких, но не кожистых, широко расходящихся при распускании. Тычинок 5, супротивных листочкам околоцветника, в основании объединенных короткой перепончатой трубкой. Железистая ткань нектарника (рис. 1, *Е*) расположена под эпидермой нижней, горизонтальной части тычиночной трубки и частично в цветоложе. Пестик в бутоне грушевидный, в раскрытом цветке на верхушке вдавленный. Завязь в нижней части

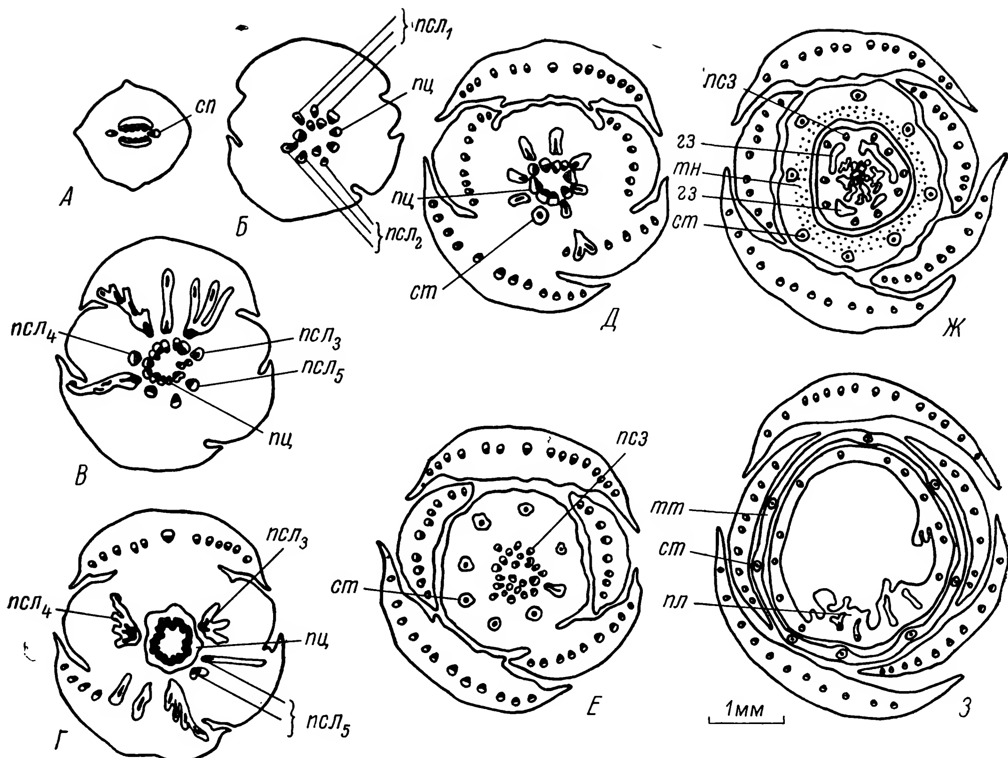


Рис. 2. Серия поперечных срезов цветка (*А—З*) *Pleuropetalum darwinii*.
псз — пучок стенки завязи, *гз* — гнездо завязи, *пл* — пристенные плаценты.

(рис. 3, *З*) 3-бороздная. Столбик короткий, несет 3-лопастное рыльце, т. е. пестик образован тремя плодолистиками. Полость завязи в основании разделена на рудиментарные гнезда, на большем своем протяжении (рис. 3, *И*) 1-гнездная. Многочисленные семязачатки (рис. 1, *Е*) прикрепляются только к массивной центральной колонке. В области гнезд завязи заметно их 2-рядное расположение в пределах гнезда.

Васкуляризация цветка подобна описанной выше. Проводящая система цветоножки имеет пучковое строение (рис. 3, *А*). Следы внешних двух листочков околоцветника при отхождении 1—2-пучковые (рис. 3, *Б*, *В*), 1-лакунные, в основании листочка ветвятся с образованием трех пучков. Следы трех внутренних листочков при отхождении всегда 1-пучковые (рис. 3, *Г*), в основании листочка ветвятся на средний и 1 боковой пучки (рис. 3, *Д*). Дорзальные жилки (рис. 3, *Е*) ответвляются в плодолистик ниже остальных. Позднее от проводящей системы цветоложа (рис. 3, *Ж—И*) в плодолистик отходят 2 боковых пучка, а в область сомкнутых краев соседних плодолистиков — по непарному пучку. После этого наблюдается образование следов семязачатков. Все пучки стенки завязи могут дополнительно разветвляться, они продолжаются в столбик, но только дорзальные жилки заходят в лопасти рыльца. Кристаллического песка клетки цветка не содержат.

Обсуждение результатов исследования

Полученный фактический материал полностью подтверждает сформулированные ранее представления о прогрессивной редукции цимозных боковых элементов соцветия амарантовых (Bakshi, Chhajlani, 1953; Sebastian, Despande, 1973). Более того, редукция цветков в пазухах прицветничков, начальную фазу которой можно наблюдать у *D. amaranthoides*, а конечную — у *P. darwinii*, создает у 2-го вида предпосылку для уникального в семействе явления. Сближенные с цветком прицветнички фактически включаются в него и ведут себя, как

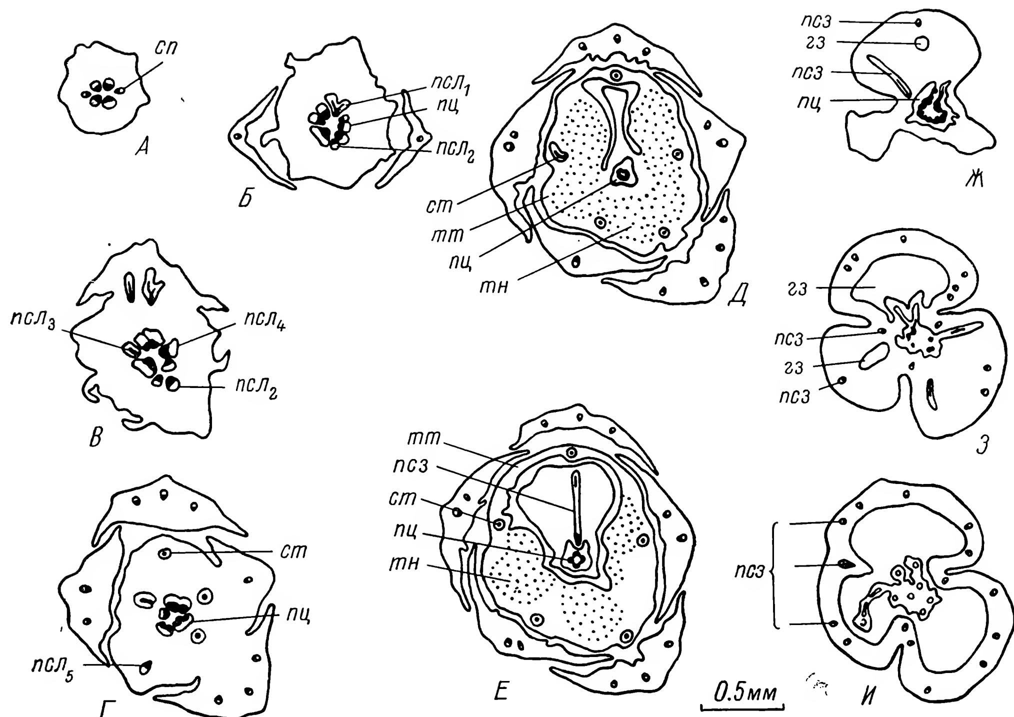


Рис. 3. Серия поперечных срезов цветка (*А—Е*) и гинецея (*Ж—И*) *Deeringia amarantoides.*

истинные чашелистики, что проявляется, например, при изредка наблюдающемся ветвлении боковых ветвей соцветия. Здесь обнаруживается тенденция, аналогичная отмеченной ранее в сем. *Cactaceae* (Buxbaum, 1953; Волгин, 1982). Включение прицветничков в состав цветка ранее давало повод для перенесения рода *Pleuropetalum* в сем. *Portulacaceae*. Сходство это, на наш взгляд, лишь поверхностное, основанное на параллелизме эволюции близких таксонов одного порядка. В пользу этого свидетельствует характер включений оксалата кальция в клетках частей цветка *P. darwinii*, аналогичный таковому в вегетативных органах амарантовых.

Примитивной особенностью околоцветника рассматриваемых видов следует признать мятую консистенцию его листочков. Особенности их васкуляризации позволяют предположить, что в эволюции проводящей системы околоцветника амарантовых реализуются не одна (Bakshi, Chhajlani, 1953), а две тенденции. По-видимому, у ближайших предков амарантовых следы листочков околоцветника были 3-пучковыми и 3-лакунными, как у внеших листочков *P. darwinii*. Далее в одной из эволюционных линий происходил и переход к 1-пучковости через 1-лакунность и 3-пучковость следа и последующее слияние пучков в основании, а затем редукция боковых пучков путем их незаложения (а не срастания со средним пучком). В другой эволюционной линии происходило слияние боковых лакун и боковых пучков соседних листочков околоцветника, которое также могло сопровождаться уменьшением числа пучков следа за счет редукции боковых. Обе эти тенденции могут приводить к становлению 1-лакунного 1-пучкового следа, природа которого в каждом конкретном случае должна определяться особо.

Если андроцей *D. amaranthoides* существенно не отличается от андроцея других представителей семейства, то у *P. darwinii* мы сталкиваемся с необычно большим числом тычинок. Возможно, что именно у исследованной нами расы имеется только 8 тычинок, а не 10, как для *P. darwinii* указывали ранее (Schinz, 1894). Тогда можно предположить, что изначально андроцей амарантовых двукруговой, а его круги изомерны кругу листочков околоцветника. Возможно, что круги тычинок у этого вида сильно сближены, но в расположении тычинок и их васкуляризации нельзя найти каких-либо указаний как на дицикличность

андроцея, так и на увеличение их числа путем умножения. Во всяком случае, разумно предположить, что андроцей амарантовых исходно имел более 5 тычинок. Стабилизация последнего числа членов в андроцее произошла уже в пределах семейства в результате олигомеризации.

Нектарник типа *Deeringia* был признан наиболее примитивным в семействе (Zandonella, 1977b). Характер расположения его железистой ткани у *P. darwinii* позволяет признать, что уже в трибе *Celosieae* сложились все типы нектарников, свойственные амарантовым. Тип нектарника не коррелирует с филетической дивергенцией крупных систематических групп. По-видимому, в этом семействе мы встречаемся с тем же параллелизмом в эволюции нектарника в таксонах низкого ранга, что и в сем. *Cactaceae*, с тенденцией к его морфологическому обособлению (Buxbaum, 1953; Волгин, 1982) и характерной уже для амарантовых редукцией (Zandonella, 1977b).

Особенно интересна структура гинецея у *P. darwinii* и *D. amaranthoides*. У 1-го вида он изомерен околоцветнику. Пятичленность гинецея естественно считать исходной для амарантовых, а олигомеризацию — одной из основных тенденций его эволюции. У обоих видов гинецей включает сильно редуцированную синасцидиатную, развитую симпликатную и апокарпную зоны. Значительная редукция синасцидиатной зоны объясняет, почему у амарантовых вентральных жилок как таковых обнаружить не удается. Проводящую систему массивной центральной колонки фактически составляют сливающиеся следы семязачатков. Стенка завязи, как и у многих видов *Caryophyllaceae* (Thomson, 1942; Rohweder, 1967) с менее редуцированным гинецеем, кроме дорзальных жилок, содержит добавочные пучки. Редукция последних, а затем и дорзальных жилок составляет очевидную эволюционную тенденцию в семействе.

Бóльшая часть семязачатков *P. darwinii* и все семязачатки *D. amaranthoides* прикрепляются к центральной колонке. У 2-го вида прослеживается связь плаценты с углами сильно редуцированных гнезд завязи, где сохраняется правильное 2-рядное расположение семязачатков. Редукция перегородок синасцидиатной зоны ведет к выпячиванию центральной колонки в полость симпликатной зоны гинецея. Наличие рудиментарных постенных плацент у *P. darwinii* позволяет предположить, что гинецей амарантовых исходно имел многосемянные плаценты двух типов — угловые и париетальные. Париетальные плаценты симпликатной зоны редуцировались. Дальнейшая эволюция плацентации сопровождалась обобществлением угловых плацентарных зон отдельных плодолистиков, вызванным конгенитальным срастанием членов гинецея, с последующей редукцией числа семязачатков, вплоть до одного. Такая последовательность эволюционных преобразований гинецея исключает возможность происхождения амарантовых от групп, в которых редукция числа семязачатков в каждом плодолистике (что наблюдается в сем. *Phytolaccaceae*) предшествовала бы обобществлению плацент. Отсюда следует невозможность выведения *Amaranthaceae* и родственных им *Chenopodiaceae* от предков, близких к *Phytolaccaceae*. Они ближе к тому гипотетическому предку центросемянных, цветок которого реконструирован нами ранее (Волгин, 1977).

Суммируя примитивные черты цветков разных амарантовых, для которых, безусловно, характерна отчетливая гетеробатмичность признаков, можно реконструировать примитивный, предковый тип их цветка. Для него характерен простой 5-членный околоцветник, нестрого фиксированное число тычинок, превышающее 5, а также 5-членный гинецей с фертильными синасцидиатной и симпликатной зонами. В пределах семейства наблюдаются редукция размеров цветка, специализация его покровов, уменьшение числа пучков в листочках околоцветника, олигомеризация андроцея и гинецея, сохранение в последнем только угловых плацент, обобществление плацентарных зон отдельных плодолистиков с последующей редукцией числа семязачатков в гинецее до одного.

Выводы

1. Цветки исследованных видов трибы *Celosieae* сохранили множество примитивных черт, что, несмотря на отчетливое проявление гетеробатмии, позволяет реконструировать примитивный тип цветка амарантовых. Простота типичного

для семейства цветка — результат эволюционной редукции в пределах семейства.

2. Амарантовые и маревые представляют собой древнее ответвление от общего эволюционного корня центросемянных, далеко зашедшее в эволюционной редукции цветка.

ЛИТЕРАТУРА

Веттштейн Р. Руководство по систематике растений. Т. 2, ч. 2. Высшие растения (Скрытосеменные). М.: Изд-во Сабашниковых, 1912. 501 с. — *Волгин С. А.* О положении *Cactaceae* в филогенетической системе. — В кн.: Материалы совещ. по филогении центросеменных. М., 1977, с. 11—14. — *Волгин С. А.* Морфологическая интерпретация цветка кактусовых. II. Цветоложе, околоцветник, андроцей. — Биол. науки, 1982, № 3, с. 75—80. — *Кузнецов Н. И.* Введение в систематику цветковых растений. Юрьев: Типография Маттисена, 1914. 655 с. — *Bakshi T. S.* Floral morphology and embryology of *Psilostachys sericea* Hook. f. — Phytomorphology, 1952, vol. 2, N 2—3, p. 151—161. — *Bakshi T. S., Chhajlani S. L.* The morphology of scales of *Digera arvensis* Forsk. — Cur. Sci., 1953, vol. 22, N 10, p. 313. — *Buxbaum F.* Morphology of cacti. Sect. 2. Flower. Pasadena: Abbey Garden Press, 1953, p. 88—170. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Eichler A. W.* Blütendiagramme. Leipzig: Engelmann, 1878. 575 S. — *Joshi A. C.* Dédoublement of stamens in Achyranthes aspera Linn. — J. Indian Bot. Soc., 1932, vol. 11, N 4, p. 335—339. — *Joshi A. C., Rao C. V.* A contribution to the anatomy, morphology and cytology of the flower of *Digera arvensis* Forsk. — J. Indian Bot. Soc., 1934, vol. 13, N 3, p. 201—236. — *Moeliono B. M.* Cauline or carpellary placentation among dicotyledons (axis-borne versus leaf-borne ovules). 1. The cauline ovules of centrosperms. Assen: Gorcum a. Co. 1970. 292 p. — *Pankow H.* Histogenetische Studien an den Blüten einiger Phanerogamen. — Bot. Stud., 1962, Hf 13, S. 1—106. — *Payer J. B.* Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris: Libraire de Masson, 1857. 749 p. — *Rohweder O.* Centrospermenstudien. 3. Blütenentwicklung und Blütenbau bei Silenoideen. — Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr., 1967, Bd 86, Hf 1, S. 130—185. — *Sass J. E.* Botanical microtechnique. 2 ed. Ames: Iowa State College Press, 1951. 228 p. — *Schinz H. Amaranthaceae.* — In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 3, Abt. A, Hf 1. Leipzig, 1894, S. 91—118. — *Sebastian K. T., Despande B. O.* Inflorescence anatomy and flower morphology of *Amaranthus leucocarpus* S. Wats. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 1973, vol. 18, fasc. 3—4, p. 355—361. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Thomson B. F.* The floral morphology of the Caryophyllaceae. — Amer. J. Bot., 1942, vol. 29, N 4, p. 333—349. — *Thorne R. F.* A phylogenetic classification of the Angiospermae. — Evol. Biol., 1976, vol. 9, p. 35—106. — *Zandonella P.* Les nectaires des *Amaranthaceae.* — C. r., ser. D, 1967, vol. 264, N 22, p. 2559—2562. — *Zandonella P.* Morphologie pollinique et mode de pollinisation chez les *Amaranthaceae.* — Pollen et spores, 1977a, vol. 19, N 1, p. 119—141. — *Zandonella P.* Apports de l'etude comparée des nectaries floraux â la conception phylogénétique de l'ordre des Centrospermales. — Ber. Deut. Bot. Ges., 1977b, Bd 90, Hf 3, S. 105—125.

Львовский государственный университет. Получено 19 VI 1986.

SUMMARY

The investigation of morphology and vascular anatomy of the flower in the *Pleuropetalum darwinii* and *Deeringia amaranthoides*, from the tribe *Celosieae* of the *Amaranthaceae* family allowed to reconstruct the primitive flower type of the *Amaranthaceae* and to determine the main trends in its specialization. The simple flower typical of the family appeared as a result of a profound reductional evolution. The characters of the reconstructed primitive flower type do not permit to descend the *Amaranthaceae* from the *Phytolaccaceae* or their nearest ancestors.

УДК 633.2.03 (477.9)

Я. П. Дидух

ЛУГА ГОРНОГО КРЫМА И ИСТОРИЯ ИХ ФОРМИРОВАНИЯ

Ya. P. DIDUKH. THE MOUNTAIN CRIMEA MEADOWS AND THE HISTORY OF THEIR FORMATION

Луга распространены в Горном Крыму фрагментарно в верхних поясах и представляют собой горный вариант остепненных лугов. Отражена их фитоценотическая специфика. Наибольшее флористическое сходство луга имеют с флорой луговых степей яйлы и лесов из *Pinus kochiana*, наименьшее — с флорой лиственных лесов. На основе филогении *Poa*, *Festuca*, *Carex*, *Dactylis* и *Alchemilla* делаются выводы о филценогенезе лугов Крыма. Показано, что флора лугов генетически связана с флорой бореальных комплексов, сформировавшихся в плейстоцене из тургайской флоры на огромном пространстве Евразии и проникших в Крым в период наступления рисского ледника. Решающую роль в формировании лугов сыграл антропогенный фактор, воздействие которого привело к сведению древостоя паркового типа и вместе с тем к повышению ценотической роли гелиофильных пасквальнотолерантных видов, что способствовало процессам видообразования в ряде таксонов.

Фитоценотическая и флористическая характеристика лугов

Луга в Горном Крыму распространены фрагментарно в понижениях рельефа плоских всхолмленных вершин гор (яйлах), а в верхней части северного макросклона вкраплены в виде небольших полян (чаиров) среди лесов. Их суммарная площадь составляет не более 2.5 тыс. га. В нижних поясах растительности они практически отсутствуют. На Южном берегу Крыма их замещает особый тип растительности — саванноиды, образованные эфемерами и эфемероидами, характеризующимися коротким осенне-зимним и весенне-летним циклами развития. Это свидетельствует о том, что формирование лугов в Крыму обусловлено высотным (климатическим) и эдафическим (характером и влажностью почв) природными факторами. Общая фитоценотическая характеристика лугов этого региона приведена в работах Н. М. Черновой (1951), Л. А. Приваловой (1956, 1958) и Д. Я. Афанасьева (1968). Луга Крыма характеризуются рядом специфических черт, что отражается в их синтаксономическом и флористическом составе.

В данной работе использована классификация, построенная на основе доминирующих отдельных или биоморфологически сходных групп видов (Шенников, 1938). Отличия различного ранга обозначаются понятием «вариант». Таким образом, это понятие не является синтаксономической категорией, а отражает специфику типа, формации, ассоциации и т. д.

Согласно нашему представлению, тип луга (Prata) подразделяется на 3 подтипа: Prata hygrophyta (прибрежно-болотные), Prata mesophyta (типичные) и Prata psichrophyta (альпийские луга), отличающиеся не только экологически и по набору доминантов, но имеющие разные генетические корни. В подтип Prata mesophyta мы включаем 4 класса формаций: Prata ericae, P. genuinae, P. substeppae и P. montanae (в составе последнего рассматриваются субальпийские луга). Луга Горного Крыма представляют собой горный вариант остепненных лугов P. substeppae. Этот класс формаций в Крыму представлен следующими группами формаций: Prata rhizomato-graminosae, P. laxicaespitoso-graminosae, P. caespitoso-graminosae и P. varioherbosae. Как видно из сказанного, группы формаций мы выделяем по строению надземных и подземных органов

доминантов, что, по нашему мнению, играет большую роль в структуре и функции ценозов данного класса, чем высота травостоя, на основе которой выделялась эта синтаксономическая категория. К первой группе относятся формации Brachypodieta pinnati, реже встречающиеся Elytrigieta repentis и Calamagrostideta epigei. Ко второй — большинство формаций Brizeta elatioris, Dactyleta glomeratae, Festuceta pratensis, Poeta pratensis, Sieglingieta decumbentis ssp. decipientis и реже встречающиеся Arrhenathereta elatii, Agrostideta albae, Cynosureta cristatae и Helictotrichoneta compressi.

Последняя группа представлена формацией Alchemilleta, которая сближает горные остепненные луга Крыма с низкотравными субальпийскими лугами, однако не может быть отнесена к ним как по видовому составу доминирующих манжеток, так и по флоре в целом. Более дробные единицы выделяются на основе эколого-биологических особенностей содоминантов или господствующего разнотравья. Например, формация Festuceta pratensis представлена следующими классами ассоциаций: Festuceta (pratensis) stepposa, Festuceta (pratensis) pratograminosa, Festuceta leguminosa и др. Группы ассоциаций выделялись на основе конкретных содоминантов либо по строению их надземных и подземных органов (например, Festuceta poosa, Festuceta brizedosa, Festuceta trifoliosa (pratensis et repentis), Festuceta caespitosogra minosa и др.) ассоциации — по двум, редко по трем доминирующим видам. Поскольку луга сильно нарушены и многие их группировки представлены сукцессионными стадиями, в которых повышена фитоценотическая роль таких видов, как *Onobrychis jailae* Czernova, *Geranium sanguineum* L., видов рода *Trifolium*, иногда превышающих роль доминантов, то выделяются варианты ассоциаций (например, Festucetum brizedosum (Geranium sanguineum), Festucetum pratensis (Geranium sanguineum), если содоминант длительно-производной группировки определить нельзя).

Построение такой, на первый взгляд, громоздкой классификации позволяет обобщать имеющиеся конкретные описания на необходимом уровне.

Рассмотрим разнообразие и закономерности распределения луговых сообществ в Горном Крыму. По обеднению эдафических условий (уменьшению мощности почв и их влажности) формации образуют следующий ряд: Alchemilleta → Arrhenathereta elatii → Dactyleta glomeratae → Festuceta pratensis → Brizeta elatioris → Poeta pratensis → Sieglingieta decumbentis → Agrostideta giganteae → Brachypodieta pinnati.

Одними из самых распространенных являются сообщества формации Festuceta pratensis, составляющие около 40 % площади лугов и встречающиеся практически на всех яйлах. Из-за относительно широкой эколого-ценотической амплитуды *Festuca pratensis* Huds. формируется довольно значительное число ассоциаций: Festucetum dactylosum, F. brizedosum, F. poosum, F. calamagrostidosum, F. elytrigiosum (repentis), F. bromopsidosum (cappadocicae), F. alchemillosum, F. filipendulosum, F. geraniosum (sanguinei) и ряд вариантов. Ценозы формации Brizeta elatioris приурочены в основном к западным и восточным яйлам и практически отсутствуют в центральной части гор. Их площадь составляет 30 % лугов региона. Они представлены ассоциациями Brizetum festucosum (pratensis), B. poosum, B. filipendulosum, B. trifoliosum, B. geraniosum и др. Сообщества формации Dactyleta glomeratae изредка отмечены по всем яйлам и прияйлинским склонам. Их удельный вес достигает 10 % площади лугов. Они относятся к ассоциациям Dactyletum festucosum, D. poosum, D. alchemillosum, D. brizedosum и др. Формация Poeta pratensis распространена по всей гряде гор в несколько более сухих экотопах и занимает 5—10 % площади лугов. Для нее характерны ассоциации Poetum festucosum, P. dactylosum, P. brachypodiosum, P. alchemillosum, P. geraniosum, P. filipendulosum и др. Еще более сухие экотопы занимают ценозы формации Brachypodieta pinnati, которые редко встречаются в западной, а чаще в восточной части гряды, распространяясь по склонам карстовых воронок. Здесь основными ассоциациями являются Brachypodietum pinnati purum, B. festucosum (pratensis), B. festucosum (rupicolae), B. poosum, B. alchemillosum, B. geraniosum, B. filipendulosum.

Особого внимания заслуживают сообщества формации Alchemilleta, определяющие горный характер лугов Горного Крыма в целом. Из описанных в качестве самостоятельных 25 видов рода *Alchemilla* доминантами являются лишь

A. tyttantha Juz. (занимает днища карстовых воронок), *A. aemula* Juz. и *A. taurica* Juz. (распространенные по склонам воронок). Общая площадь этих лугов составляет 5—10 % площади лугов региона. Формация представлена следующими ассоциациями: Alchemilletum purum, A. festucosum (pratensis), A. brachypodiosum и др. Сообщества остальных формаций не имеют широкого распространения. Это формация Arrhenathereta elatii, ценозы которой, отмеченные на Ай-Петри и Демерджи, относятся к ассоциациям Arrhenatheretum alchemillosum и A. trifoliosum. Формация Sieglingieta decumbentis, характерная для центральной и восточной частей Горного Крыма (особенно для Долгоруковской яйлы), образует следующие ассоциации: Sieglingietum festucosum (pratensis), S. alchemillosum, S. filipendulosum. Экологические особенности этих сообществ, связанных с карбонатным субстратом, были отмечены Ю. Н. Прокудиным с соавторами (1977), Н. Н. Цвелевым (1976), в связи с чем выделяется особый подвид *Sieglingia decumbens* subsp. *decipiens* (O. Schwarz et Bässl.) Tzvel. Группировки формации Agrostideta giganteae встречаются, как указывал Афанасьев (1968), только на центральных яйлах и в отличие от равнинной части Украины в Крыму не имеют широкого распространения. Они представлены ассоциациями Agrostidetum dactylosum, A. festucosum (pratensis), A. poosum и др.

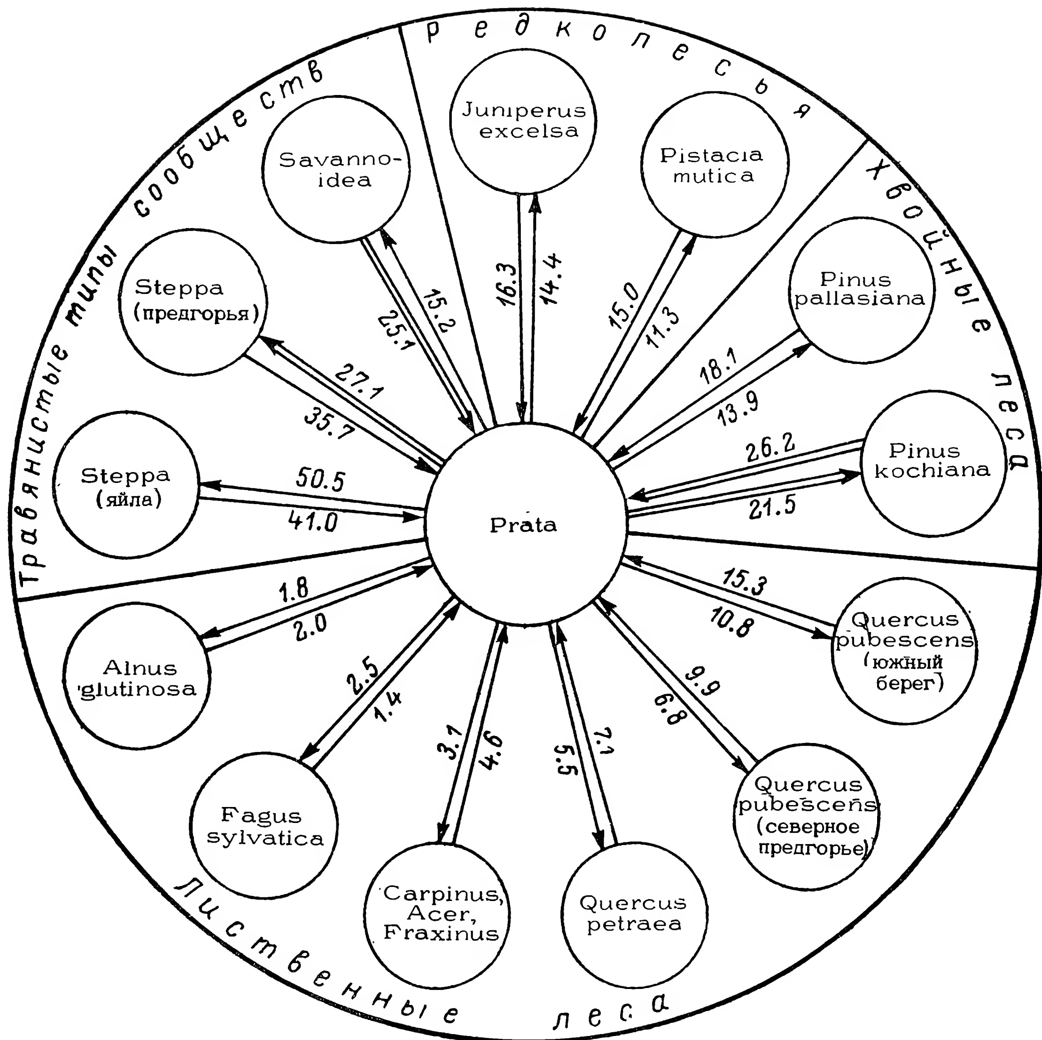
Под влиянием чрезмерного выпаса и действия ряда природных факторов, обусловливающих эрозию, наблюдается разрастание *Trifolium alpestre* L., *T. ambiguum* Bieb., *T. medium* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Geranium sanguineum*, *Galium verum* L., *Helianthemum orientale* (Grosser) Juz. et Pozd. и других видов разнотравья, которым Привалова (1956, 1958) присваивает определенный синтаксономический ранг до уровня формации. Нами такие группировки рассматриваются в качестве вариантов ассоциаций злаковых сообществ.

Как следует из изложенного, отличительной чертой лугов Горного Крыма по сравнению с лугами более северных регионов является наличие сообществ из *Briza elatior*, Sibth. et Smith, *Helictotrichon compressum* (Heuff.) Henrard и *Sieglingia decumbens* subsp. *decipiens*, имеющих здесь северную границу распространения и определяющих горный характер остепненных лугов Горного Крыма. Анализ видового состава лугов в целом показал наличие здесь целого ряда специфических горных растений, не встречающихся на равнине. Это — *Alopecurus vaginatus* (Willd.) Pall. ex Kunth. *Androsace taurica* Ovcz., *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Bal.) Holub, *Cerastium biebersteinii* DC., *Dorycnium herbaceum* Vill., *Dianthus capitatus* Balb. ex DC., *Cruciata taurica* (Pall. ex Willd.) Soó, *Hypericum linarioides* Bosse, *Helianthemum orientale* (Grosser) Juz. et Pozd., *Linum nervosum* Waldst. et Kit., *Luzula multiflora* (Retz.) Lej., *Myosotis ramosissima* Rochel ex Schult., *Poa taurica* H. Pojark., *Primula vulgaris* Huds., *Polygala major* Jacq., *Senecio jailicola* Juz., *Trifolium ambiguum*, *Centaurea cana* Sibth. et Smith, из числа которых только *Veronica gentianoides* Vahl и *Pedicularis sibthorpii* Boiss. могут быть причислены к субальпийским видам.

В целом флористический состав лугов довольно разнообразен и значительно изменяется в зависимости от экологии сообществ, в связи с чем при анализе всего набора синтаксономического состава из общего числа 280 приведенных в геоботанических описаниях видов только *Filipendula vulgaris* (IV—V)[1] имеет V степень постоянства. IV степенью постоянства характеризуются *Festuca rupicola* Heuff. (III—IV), *Fragaria viridis* (III—V), *Galium verum* (III—V), т. е. лугово-степные виды; III — *Achillea setacea* Waldst. et Kit. (II—IV), *Alchemilla tyttantha* (II—V), *Betonica fusca* Klok. (II—V), *Bromopsis cappadocica* (II—V), *Dactylis glomerata* (II—IV), *Festuca pratensis* (II—V), *Geranium sanguineum* (I—IV), *Myosotis ramosissima* (I—IV), *Plantago media* (I—IV), *P. lanceolata* L. (I—V), *Poa pratensis* L. (II—V), *Ranunculus polyanthemos* L. (I—IV), *Rhinanthus major* (I—IV), *Thymus callieri* Borb. ex Velen. (I—IV), *Trifolium alpestre* (II—III), среди которых тоже немало лугово-степных видов. Собственно дифференциальных видов луговых сообществ, которые не встречаются в других типах растительности Крыма, мы насчитываем около 20, что составляет лишь 7 % флоры лугов. Это — *Leucanthemum vulgare* Lam., *Polygonum bistorta* L., *Prunella vul-*

---

[1] В скобках приведено изменение степени постоянства по отдельным синтаксонам более низкого ранга.



Коэффициенты мер включения видов различных ценофлор Горного Крыма по отношению к флоре лугов.

garis L., *Sieglingia decumbens*, *Stellaria graminea* L., *Aconitum orientale* Mill., *Agrostis gigantea* Roth, *Alopecurus pratensis* L., *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl., *Cynosurus cristatus* L., *Centaurea jacea* L., *Carex pallens* L., *Geranium pratense* L., *Gladiolus imbricatus* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag., *Linum catharticum* L., *Trifolium medium* L., *T. pratense* L. и *T. repens*. Все это довольно широко распространенные виды, среди которых нет ни одного эндемика,[2] так богато представленных в степях, что, с одной стороны, свидетельствует о молодом возрасте лугов Крыма, а с другой — о преобладании миграционных процессов в их формировании.

Чтобы детально раскрыть структуру флоры лугов, проведем ее сравнение с флорами других типов синтаксонов. Сравнение дано по методике определения мер включения (Сёмкин, Комарова, 1977, 1985). Отметим, что основой сравнения служил процент встречаемости каждого вида в тех или иных синтаксонах или группах синтаксонов, именуемых нами ценофлорами. Коэффициенты мер включения флоры лугов в состав других ценофлор, как и включения этих флор в состав лугов отражены на рисунке.

---

[2] Исключение составляет род *Alchemilla*.

Как и следовало ожидать, наибольшее сходство флора лугов имеет с флорой луговых степей яйлы, сообщества которых непосредственно граничат друг с другом и связаны переходными группировками. Однако в отношении генезиса одна флора не может быть выведена из другой; они, как будет показано ниже, имеют общие корни происхождения. Обычно считается, что луга имеют вторичное происхождение и возникли на месте лесов. Но парадокс заключается в том, что, как видно из рисунка, флора лугов почти не имеет ничего общего с флорой лиственных лесов, занимающих одинаковые экотопы (K_0=1.8—2.0 % Alneta glutinosae, K_0=5.5—7.1 % Querceta petraeae), и не может быть выведена из последних, а характеризуется значительно большей степенью общности с флорой лесов Pineta kochianae (K_0=21.5—26.2 %), которые хотя и произрастают в верхнем поясе гор, но занимают отличные от лугов экотопы, аналогичные степям яйлы. В связи с этим рассмотрим детальнее возможные генетические корни флоры лугов и пути формирования этого типа растительности в условиях Горного Крыма.

История формирования лугов Горного Крыма

Формирование лугов на месте лесов под влиянием хозяйственной деятельности человека признается преобладающим большинством ботаников. Эти процессы, сопровождающиеся изменением характера почвообразования, подробно освещены В. Р. Вильямсом (1949). Если в лесах идет аэробный процесс разложения органического вещества, то на лугах преобладает анаэробный. При этом формируется плотный травяной покров, под которым образуется горизонт органического вещества, что благодаря еще и сухости верхних слоев почвы препятствует росту деревьев и тем самым определяет ход сукцессии лугового процесса.

В Крыму таким образом можно объяснить формирование лугов на месте лиственных лесов верхнего пояса, в основном буковых и грабовых, произрастающих на высоте 800—1400 м над ур. м., при среднегодовом количестве осадков 550—950 мм и среднегодовой температуре 4—9 °С на бурых почвах (pH 6—8) (Кочкин, 1967). Изучение сукцессий в таких лесах показало, что появляющиеся в результате выпадения отдельных деревьев «окна» заселяют типичные для этих лесов *Mercurialis perennis* L., *Asperula odorata* L., *Circaea lutetiana* L., *Sanicula europaea* L. и др. Уже на этой стадии появляются всходы бука или граба и рыхлокустовые злаки не успевают поселиться. Таким образом, при отсутствии антропогенного фактора идут циклические сукцессии в лиственных лесах (Дидух, 1985), что исключает возможность формирования луга. Последнее происходит лишь при хозяйственной деятельности человека. Так, с помощью теории Вильямса можно отразить процесс формирования луга на месте леса как сукцессию. Но это никак не объясняет эволюцию луговой растительности, т. е. их филценогенеза, так как приведенные выше факты сравнения флор не подтверждают преемственности в развитии лугов из лиственных лесов.

В связи с этим рассмотрим некоторые общие вопросы, касающиеся эволюции растительного покрова. Процесс эволюции фитоценозов не укладывается в рамки макроэволюции и качественно отличается от него, в связи с чем мы условно называем его «мегаэволюция». Основной единицей эволюции растительного покрова является фитоценоз. Эволюция фитоценозов, именуемая В. Н. Сукачевым (1942) филценогенезом, включает два взаимосвязанных процесса: трансгенез (Быков, 1953) и флорогенез (Ярошенко, 1953). Первый, как известно, — отбор видов в ценозе по адаптивным (экологическим) признакам при постоянстве морфологических, а второй — отбор по морфологическим. Филценогенез представляет собой индуктивное обобщение данных о филогении отдельных, порой весьма отдаленных по генезису, но развивающихся в сходных эколого-ценотических условиях таксонов.

Для представления о филценогенезе лугов Крыма рассмотрим филогению отдельных, наиболее типичных и интересных таксонов *Poa* L., *Festuca* L., *Carex* L., *Dactylis* L., *Alchemilla* L. и изменение их адаптационных признаков.

Такой анализ потребовал привлечения широкого материала, выходящего далеко за рамки Крыма и касающегося не только лугов, но и других типов растительности.

Распространение фестукоидных (*Poa*, *Festuca*, *Dactylis*) злаков Н. Н. Цвелев (1969) связывает с неогеновым похолоданием и развитием лесов тургайского типа. Этим процессом обусловлено начало видовой дифференциации указанных родов.

Род *Poa* в Горном Крыму представлен 10 видами, относящимися к подроду *Poa*. Наиболее примитивной и древней, сохранившей ряд архаических черт, считается секция *Homalopoa* Dum., виды которой связаны с дизъюнктивно распространенными широколиственными дериватами тургайских третичных лесов Дальнего Востока (*P. ussuriensis* Roshev.), Кавказа и Ирана (*P. masenderana* Freyn et Sint.), Средней Европы и Кавказа (*P. chaixii* Vill.). Эти виды отличаются диплоидным числом хромосом (2n=14), рыхлокустовыми розеткообразующими побегами, а некоторые из них вечнозеленые (Ревердатто, 1947; Серебрякова, 1974; Цвелев, 1976). Именно *P. chaixii* наиболее примитивен и близок к гипотетическому предку. Он распространен в Среднеевропейском, Карпатско-Балканском и Кавказском рефугиумах третичных лиственных лесов (Лавренко, 1938), а в Крыму его нет, как и многих представителей тургайских лесов (Дидух, 1985). Последнее свидетельствует об отсутствии преемственности в развитии лиственных лесов Крыма из тургайских и более молодом рисс-вюрмском их возрасте. Более подвинутой, генетически связанной с предыдущей является секция *Macropoa* Herm., формирование которой объясняется изменением природных условий плейстоцена (Пробатова, 1970). Секция включает *P. sibirica* Roshev., *P. longifolia* Trin., *P. fagetorum* и ряд других видов. Наиболее примитивным Т. И. Серебрякова считает последний, ареал и экология которого свидетельствуют о его связи с плейстоценовой бореальной флорой (Крашенинников, 1937; Клеопов, 1941). Видимо, в период ледниковых эпох плейстоцена в составе борового комплекса шла дальнейшая эволюция *Poa*, обусловившая перестройку биоморфологических и адаптационных признаков в сторону их гелиофильности, что отразилось на побегообразовании (формировании розеточности, ускорении кущения побегов и т. д.) и структуре (сужении) листовой пластинки. Такое качественное изменение биоморфологических признаков свидетельствует о значительной скорости темпов видообразования, что указывает на существенные изменения природной обстановки. В Горном Крыму из числа представителей этой секции встречается эндемичный *P. fagetorum* (*P. longifolia* subsp. *fagetorum* (P. Smirn.) Tzvel.), произрастающий на лугах, лесных полянах, опушках и в разреженных сосновых лесах. В аналогичных условиях на Кавказе растет весьма близкий *P. longifolia* subsp. *longifolia*. Таким образом, здесь прослеживается связь луговых мятликов с бореальной флорой, которая только во время рисса могла иметь настолько широкий ареал, что был возможен ее контакт с Крымом, который в это время соединялся широкой полосой с более северными равнинными территориями. Наиболее молодой, генетически связанной с секцией *Homalopoa* Н. С. Пробатова (1970) считает секцию *Poa*. Для этой секции характерна пластичность как генеративной сферы, проявляющаяся в интенсивности видообразования, гибридизации и апомиксисе (*P. pratensis* — 2n=28, 42, 50, 56, 70—72, 74, 78, 80, 84; *P. angustifolia* — 2n=51—66, 56, 63—64) (Прокудин и др., 1977), так и вегетативной (экстра- и интравагинальный типы кущения побегов, формирование корневищ и дерновин), в связи с чем указанные виды в Крыму имеют относительно широкую эколого-ценотическую амплитуду и произрастают как на лугах и в степях, так и в лесах из *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch. Аналогичные эколого-ценотические особенности и формообразование наблюдаются и в составе подвинутой секции *Stenopoa*. Секция *Coenopoa*, как и секция *Homalopoa*, имела с нею общих предков во флоре тургайских лесов третичного периода, но ее современные виды по сравнению с видами последней секции отличаются более подвинутыми признаками (Пробатова, 1970; Серебрякова, 1974) и произрастают на лугах. Здесь интерес представляет факт отсутствия в Крыму весьма пластичного, широко распространенного в европейской части СССР *P. trivialis* L., а замещает его *P. sylvicola*, отличающийся четковидными утолщениями на корневищах, что свидетельствует о более молодом

возрасте последнего и происхождении от *P. trivialis* в результате ксерофитизации в условиях Средиземноморья (Кочев, 1963).

Уже на основании анализа филогении представителей рода *Poa* можно судить о следующем: 1) в Крыму в отличие от Средней Европы и Кавказа отсутствуют примитивные виды рода, связанные с тургайской флорой, а встречаются лишь молодые, подвинутые; 2) произрастающие на лугах виды генетически связаны с бореальной флорой.

Род *Festuca* в Горном Крыму представлен семью видами, произрастающими (кроме *F. gigantea* (L.) Vill.) и на лугах. Серебрякова (1965, 1968, 1971) считает, что основной тенденцией эволюции *Festuca*, как и *Poa*, является развитие из мезофитных лесных ксероморфных степных и криофильных видов, вызванное изменением природных условий плейстоцена, повлекшее перестройку как биоморфологических, так и адаптивных признаков. Наиболее примитивным большинство исследователей считают подрод *Drymanthele* Krecz. et Bobr., представленный в СССР морфологически хорошо очерченными, маловариабельными горными с дизъюнктивным ареалом европейско-кавказским видом *F. drymeja* Mert. et Koch. и евразиатским широко иррадиирующим на равнины *F. altissima* All. При этом вечнозеленая со средиземноморским (весенне-летним и осеннезимним) циклом развития *F. drymeja*, по данным Е. Н. Синской (1933), на Кавказе приурочена к низкогорным лесам из *Fagus orientalis*. В Крыму, как мы отмечали ранее (Дидух, 1985), такие леса отсутствуют, отсутствуют и указанные виды овсяниц. Подрод *Schedonorus* (Beauv.) Peterm. характеризуется более подвинутыми признаками, хотя среди них и есть реликтовые элементы, присущие неморальным лесам. Но более подвинутые лесная *F. gigantea* (L.) Vill. и луговая *F. pratensis*, широко распространенные по всей Голарктике и встречающиеся в Крыму, согласно мнению Серебряковой (1965, 1968, 1971), возникли параллельно в связи с плейстоценовыми изменениями климата и формированием светолюбивых бореальных лесов, развитие которых в Крыму привело к появлению этих видов. Подрод *Festuca* резко отличается от остальных подродов иным обликом растений, меньшей высотой, малооблиственным стеблем, узкими, свернутыми и жесткими с ксероморфным анатомическим строением листовыми пластинками, интравагинальным типом возобновления (Серебрякова, 1968). Большинство исследователей такую перестройку объясняют изменением природной обстановки в плейстоцене, однако, учитывая, что эти отличия весьма значительны, возможно, прав Цвелев (1971) в отношении более раннего вычленения этой группы и параллельной ее эволюции в условиях ксерофитных каменистых экотопов. Тем не менее плейстоценовые изменения климата и влияние человека в голоцене сказались на филогении этой группы, иррадиировавшей с гор на равнину и давшей большое число близкородственных видов. В частности, из диплоидной *F. valesiaca* Gaudn. (2n=14) в голоцене в результате симпатрического видообразования возник целый ряд близкородственных видов, отличающихся в Крыму большой экспансивностью, широкой экологоценотической амплитудой и большой вариабельностью: степной гексаплоидный (2n=42) *F. rupicola* Heuff. и горносредиземноморский тетраплоидный (2n=28) *F. callieri* (Hack.) Margr., доминирующие в степных сообществах, играющие существенную роль в луговых и даже хвойных лесах (Тверетінова, 1973; Прокудин и др., 1977). Наличие дерновины, интравагинальное возобновление, полициклические побеги способствовали возрастанию фитоценотической роли этих видов в условиях действия антропогенного фактора.

Таким образом, анализ рода *Festuca* подтверждает выводы о влиянии антропогенного фактора на формирование луговых видов, их связи с плейстоценовыми бореальными комплексами, отсутствии в Крыму анцестральных видов тургайских флор.

Род *Carex* является одним из главных в формировании луговых сообществ и подразделяется на 4 подрода, из которых наиболее архаичным считается *Indocarex*, отсутствующий в СССР. По сравнению с другими более северными регионами Крым беден осоками (35 видов, относящихся к двум подродам: *Vignea* (Beauv). Peterm. и *Carex*). Среди них отсутствуют эндемики. В экологическом отношении это мезофиты и ксеромезофиты, произрастающие в лесах, степях и на лугах.

В плане истории формирования лугов наибольший интерес представляет подрод *Carex*, в каждой из секций которого луговые, лугово-степные и боровые виды имеют родственные связи с собственно лесными (например, секция *Glaucae* Rouy: *C. flacca* Schreb. — *C. cuspidata* Host; секция *Brevicolles* Rouy: *C. michelii* Host — *C. brevicollis* DC и *C. depauperata* Curt. ex With.; секция *Digitatae* (Fries) Christ: *C. pediformis* C. A. Mey., *C. ornithopoda* Willd. — *C. digitata* L.; *C. humilis* Leyss. — *C. macroura* Meinsh.; секция *Mitratae* Kük.: *C. caryophyllea* Latourr. — *C. umbrosa* Host), то же наблюдается и у некоторых видов предыдущего подрода, например секция *Vignea*: *C. praecox* Schreb. — *C. brizoides* L. Вместе с тем здесь, как и у рассмотренных ранее злаков прослеживается связь луговых и лесных европейских видов с лесными неморальными дальневосточными (например, *C. umbrosa* — *C. sabynensis* Leyss., *C. pilosa* Scop. — *C. campylorhina* V. Krecz., *C. michelii* — *C. longirostrata* C. A. Mey., *C. depauperata* — *C. villosa* Boot., *C. brevicollis* — *C. faurlei* Franch., *C. caryophyllea* — *C. microtricha* Franch. и *C. nervata* Franch. et Sav. и др.) (Попов, 1947, 1970). Отсутствие в Крыму многих из числа упомянутых европейских как неморальных, так и луговых, лугово-степных и бореальных видов еще раз подтверждает, что бореальная флора формировалась из неморальной в пределах обширных территорий Евразии, а Крым практически находился вне этого процесса. Другими словами, бореальная флора по отношению к Крыму имеет аллохтонное, миграционное происхождение, обусловленное плейстоценовым изменением климата. В то же время наличие одних и тех же видов (*C. cuspidata*, *C. humilis*, *C. michelii*, *C. caryophyllea*, *C. praecox*) в хвойных лесах, степях и на лугах свидетельствует о том, что формирование луговой флоры из бореальной происходило автохтонно в результате сегрегации одних видов и расширения адаптационной амплитуды других, т. е. трансгенетическими процессами.

На основании анализа ряда таксонов мы в целом наметили пути флорогенеза и трансгенеза лугов. Однако особый интерес представляют самые поздние этапы формирования лугов, вне сомнения связанные с деятельностью человека. Эта деятельность способствовала выпадению, угасанию фитоценотической роли одних видов и широкому распространению, повышению роли других, что отражалось на изменении их адаптационных и морфологических признаков; последнее связано и с перестройкой генетического аппарата. Рассмотрим эти процессы на представителях родов *Dactylis* L. и *Alchemilla*, доминирующих в луговых сообществах Горного Крыма.

Род *Dactylis* хорошо отграничен от других родов и слабо расчленен на виды. Он включает диплоидные (2n=14) и тетраплоидные (2n=28) формы, причем первые — *D. glomerata* subsp. *lobata* (Drej.) Lindb. (=*D. polygama* Horvat), *D. glomerata* subsp. *hyrcana* Tzvel., *D. glomerata* subsp. *hymalayensis* Domin. — распространены дизъюнктивно и приурочены к островам широколиственных лесов (Средняя Европа, Кавказ, Юго-Восточная Азия, Западные Гималаи), а вторые — к степям и открытым местам (Stebbins, 1956; Григорьев, 1962; Синская, 1964). Отметим, что в отличие от Кавказа виды первой группы в Крыму не встречаются. Эксперименты Синской (1964) с кавказской *D. aschersoniana*, произрастающей в лесах из бука восточного и граба, показали, что при выращивании ее на лугах происходит полиплоидия; обусловлено это изменением светового режима. Именно с плейстоценовой бореализацией и осветлением Stebbins связывал возникновение полиплоидов, которые характеризуются более широкой эколого-ценотической амплитудой, чем диплоиды, и можно допустить, что тетраплоидные формы проникли в Крым в этот период извне, а не возникли здесь, поскольку леса, аналогичные кавказским, в Крыму отсутствуют. Хозяйственная деятельность человека в Крыму, проявляющаяся в сведении лесов, также способствовала повышению активности и занятию господствующего положения полиплоидными расами. При этом крымские формы можно отнести к двум подвидам — северному *D. glomerata* subsp. *glomerata* и южному, средиземноморскому *D. glomerata* subsp. *hispanica* (Roth) Nym, видимо, сформировавшимся в голоцене под влиянием антропогенного фактора и гибридизирующих между собой.

Типично луговой род *Alchemilla* чрезвычайно полиморфный и характеризуется предрасположенностью к апомиксису. В Крыму он представлен 21 ви-

дом, самостоятельность которых мы в данной статье не рассматриваем. Они относятся к трем секциям: *Pubescentes* Buser, *Alchemilla* и *Calycinae* Busor, границы между которыми очень размыты. Эти виды локализованы исключительно на вершинах гор (яйлах) и в верхней части макросклонов в карстовых понижениях рельефа. В каждом понижении встречается значительное число апомиктов, формирующих единую агрегат-популяцию. Ее основу составляют один-два из числа следующих видов: *A. tyttantha* Juz., *A. jailae* Juz., *A. vinacea* Juz., реже *A. taurica* Juz., *A. aemula* Juz., среди которых можно обнаружить и другие. Такое «обилие» видов С. В. Юзепчук (1938) считал веским доказательством в пользу первичного безлесья яйлы, так как относил, как и Г. И. Поплавская (1948), виды рода *Alchemilla* к субальпийским элементам, хотя представители этих секций характерны и для лесных зон равнинных и горных регионов. Исключение составляет секция *Calycinae* (представленная в Крыму лишь одним видом — *A. phegophila*), хотя и не встречающаяся на равнине, но в условиях Кавказа приуроченная как к субальпийским, так и лесным поясам растительности (Юзепчук, 1941). Поэтому нет никакого основания считать *Alchemilla* облигатным субальпийским родом. Видимо, формирование анцестральных форм рода *Alchemilla* связано с криофилизацией и фотофилизацией растительных сообществ, т. е. развитием борового комплекса в плейстоцене. Образование из них ныне существующих агрегат-популяций, на наш взгляд, в значительной мере обусловлено хозяйственной деятельностью человека. Ценозы из *Alchemilla* по экологии занимают те же местообитания, что и буковые леса, которые нередко произрастают в карстовых понижениях западных и центральных яйл. Сведение этих лесов и выпас скота привели к заселению этих экотопов луговыми видами, в том числе представителями названного рода. Наверное, такие экониши оказались более подходящими для новых форм, чем для родительских, в результате чего первые полностью вытеснили или поглотили предковые формы, которые в настоящее время установить уже невозможно. Таким образом, влияние антропогенного фактора привело не только к расселению и видообразованию представителей рода *Alchemilla*, но в конечном счете к формированию определенного типа луговых сообществ.

На основе изучения филогении отдельных таксонов луговой флоры можно сделать определенные выводы в отношении истории формирования лугов Крыма.

1. Прослеживается преемственность между флорами лугов и светлохвойных сосновых лесов, произрастающих в Крыму в пределах этих же высот, но в более сухих условиях.

2. Бореальные комплексы формировались из тургайских под влиянием существенных изменений природной обстановки плейстоцена севернее Крыма на обширных территориях Евразии и проникли в Крым извне в результате миграции в период наступления рисского ледника. В периоды ледниковых эпох хвойные леса в Крыму имели более широкую экологическую амплитуду, чем в настоящее время, формируя насаждения паркового типа с густым травяным покровом луговых и лугово-степных видов.

3. В рисс-вюрме и голоцене параллельно с экспансией лиственных лесов (дуба, бука) в Европе произошло расширение их площадей и в Крыму, в результате чего они вытеснили хвойные в первую очередь из самых богатых и влажных экотопов, где господствовали луговые виды, и не смогли создать конкуренции лишь в наиболее сухих местах, где в настоящее время сохранились сосновые леса с лугово-степным травостоем. Останцы лесов такого типа встречаются и сейчас в горах Крыма, Кавказа, Урала и Алтая.

4. Влияние антропогенного фактора на яйле привело к уничтожению древостоя паркового типа как наименее устойчивого к этому воздействию компонента фитоценоза и повышению фитоценотической роли гелиофильных толерантных к пасквальной нагрузке видов (злаков, осок), в результате чего сформировались луговые степи. Сведение лиственных лесов, занимавших более влажные и богатые экотопы, способствовало экспансии и повышению фитоценотической роли луговых видов и формированию ценозов лугового типа.

5. Антропогенный фактор вызвал перестройку ценотической структуры сообществ и в связи с этим — трансгенетические и флорогенетические про-

цессы; последние сопровождались изменением как вегетативных, так и генеративных признаков, т. е. видообразованием.

Таким образом, на формирование лугов особое влияние оказали 2 процесса: изменение природной обстановки в плейстоцене и воздействие антропогенного фактора в голоцене.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьев Д. Я. Природні луки УРСР. Рослинність УРСР. Київ: Наук. думка, 1968. 254 с. — *Быков Б. А.* Геоботаника. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1953. 456 с. — *Вильямс В. Р.* Естественно-научные основы луговодства, или луговедения. — Собр. соч. Т. 4. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1949, с. 27—296. — *Григорьев Ю. С.* Новые данные по экологии ежи сборной. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 1, с. 3—16. — *Дидух Я. П.* Систематика и история развития бука и буковых лесов Горного Крыма. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 8, с. 1040—1050. — *Клеопов Ю. Д.* Перигляциальные степи европейской части СССР. — Тр. наук.-дослідного інстит. бот., 1941, т. 4, с. 167—181. — *Кочев Х.* Върху разпространието и биологията на броеницевата ливадина (*Poa silvicola* Guss.) в България. — Изв. на Ботан. инстит. София, 1963, к. 9, с. 5—47. — *Кочкин М. А.* Почвы, леса и климат Горного Крыма и пути их рационального использования. М.: Колос, 1967. 368 с. — *Крашенинников И. М.* Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. — Сов. бот., 1937, № 4, с. 16—45. — *Лавренко Е. М.* История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1938, с. 265—296. — *Поплавская Г. И.* Растительность Горного Крыма. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Геоботаника, 1948, т. 3, вып. 5, с. 7—88. — *Попов М. Г.* К истории развития флоры (флорогенезу) Украины. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1947, т. 52, вып. 1, с. 91—107. — *Попов М. Г.* Осоки Сахалина и Курильских островов. М.: Наука, 1970. 138 с. — *Привалова Л. А.* Растительный покров восточного нагорья Крыма и его хозяйственное использование. — Тр. Гос. Никит. бот. сада, Ялта, 1956, т. 26, 153 с. — *Привалова Л. А.* Растительный покров нагорий Бабугана и Чатырдага. Общее заключение по всему крымскому нагорью. — Тр. Гос. Никит. бот. сада, Ялта, 1958, т. 28. 203 с. — *Пробатова Н. С.* Мятлики советского Дальнего Востока: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1970. 18 с. — *Прокудин Ю. Н.*, *Вовк А. Г.*, *Петрова О. А.* и др. Злаки Украины. Киев: Наук. думка, 1977. 518 с. — *Ревердатто В. В.* Флорогенетические этюды о сибирских злаках. — Бот. журн., 1947, т. 32, № 6, с. 254—263. — *Сёмкин Б. И.*, *Комарова Т. А.* Анализ фитоценотических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины р. Амгуемы на Чукотке). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 1, с. 54—56. — *Семкин Б. И.*, *Комарова Т. А.* Использование мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ южного Сихотэ-Алиня). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 1, с. 89—97. — *Серебрякова Т. И.* Жизненные формы лесных и луговых рыхлокустовых злаков и возможные пути их эволюции. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1965, т. 70, вып. 6, с. 60—79. — *Серебрякова Т. И.* Побегообразование и жизненные формы некоторых овсяниц (*Festuca* L.) в связи с их эволюцией. — В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М.: Наука, 1968, с. 7—51. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с. — *Серебрякова Т. И.* Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. — В кн.: Проблемы филогении высших растений. 1974, т. 51, с. 116—152. (Тр. МОИП). — *Синская Е. Н.* Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов. — Бот. журн., 1933, т. 18, № 5, с. 370—406; № 6, с. 487—515. — *Синская Е. Н.* Видообразование и формообразование в роде *Dactylis*. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 2, с. 177—184. — *Сукачев В. Н.* Идея развития в фитоценологии. — Сов. бот., 1942, № 1—3, с. 5—17. — *Тверетінова В. В.* До вивчення костриць з ряду *Sulcatae* V. Krecz. et Bobr. флори України. — Вісн. Харк. ун-ту, 1973, № 89, Біологія, вип. 5, с. 19—25. — *Чернова Н. М.* Растительный покров западных яйл Крыма и их хозяйственное использование. — Тр. Гос. Никит. бот. сада, Ялта, 1951, т. 25, вып. 3, с. 11—189. — *Цвелев Н. Н.* Некоторые вопросы эволюции злаков. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 3, с. 361—373. — *Цвелев Н. Н.* К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР. I. Система рода и основные направления эволюции. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 9, с. 1252—1262. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Шенников А. П.* Луговая растительность СССР. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 429—647. — *Юзепчук С. В.* Род *Alchemilla* L. в Крыму. — Бот. мат. Герб. Бот. ин-та АН СССР. 1938, т. 8, вып. 1—2, с. 3—28. — *Юзепчук С. В.* Род Манжетка — *Alchemilla* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 10. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 289—410. — *Ярошенко П. Д.* Основы учения о растительном покрове. М.: Изд-во географ. лит., 1953. 350 с. — *Stebbins G. L.* Cytogenetics and evolution of the grass family. — American J. Bot., 1956, vol. 43, N 10, p. 890—905.

Институт ботаники АН УССР, Киев. Получено 2 I 1986.

SUMMARY

The distribution of meadows in the Mountain Crimea, their phytocoenotical characteristics and peculiarities are discussed in the article. There is certain similarity of the meadows with other coenofloras of the Mountain Crimea. The conclusions about the history of meadow formation on the base of phylogeny of typical taxa are given. The influence of natural and anthropogenic factors on the course of phylocoenogenic processes of this type of vegetation is evaluated.

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.316.7 (477.9)+576.316.7 (479.0)

А. Ю. Магулаев

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ ПОДРОДА *LOTOIDEA* РОДА *TRIFOLIUM* (*FABACEAE*) ФЛОРЫ КРЫМА И КАВКАЗА

A. Yu. MAGULAEV. A CYTOTAXANOMICAL STUDY OF SPECIES BELONGING TO THE SUBGENUS *LOTOIDEA* OF THE GENUS *TRIFOLIUM* (*FABACEAE*) FROM THE FLORA OF THE CRIMEA AND THE CAUCASUS

Приводятся числа хромосом 20 видов рода *Trifolium*, относящихся к шести секциям подрода *Lotoidea*, для четырех из них эти числа определены впервые. Материал для анализа собран во многих точках произрастания изучаемых видов. Показано, что полиплоидия встречается только в пределах секции *Amoria*, тогда как в остальных секциях эволюция шла на диплоидном уровне.

Род *Trifolium* L. является таксономически одним из сложных родов сем. *Fabaceae*. Он включает, с одной стороны, немало эволюционно молодых видов, границы между которыми выражены недостаточно четко, а с другой — группы видов, отличающихся друг от друга настолько, что их можно принимать как самостоятельные роды. Отражением этой сложности является разное понимание объема рода: наряду с сохранением его прежней структуры появились предложения ряд секций выделить в качестве самостоятельных родов (Бобров, 1967). Более того, по мнению Е. Г. Боброва (1967), секции подрода *Lotoidea* Pers. необходимо возвести в ранг соответствующих родов и отнести их к трибе *Lupineae* Bobr. И. Я. Лачашвили (1976) выделяет из рода *Trifolium* род *Lupinaster* Fabr. и объединяет их в подтрибу *Trifoliineae* Aschers. et Graebn. emend. Latsch. В этой связи представляется, что кариологические данные могут сыграть определенную роль в решении вопроса о генетических связях между составляющими этот род видами, тем более что на примере многих родов растений показана возможность использования таких сведений в выяснении проблем систематики и филогении.

Материалом для цитологического анализа служили образцы семян, собранные автором (в иных случаях указывается коллектор) в различных районах Кавказа и Крыма. Собранный гербарий хранится на кафедре общей биологии Ставропольского désинститута. Подсчет чисел хромосом проводили на временных давленых препаратах, приготовленных по ранее описанной методике (Магулаев, 1974). Названия растений даны по «Флоре СССР» с учетом более поздних номенклатурных изменений (Черепанов, 1973). Результаты кариологического анализа сведены в таблицу.

Из секции *Lupinaster* на Кавказе произрастает только один вид — *Trifolium polyphyllum*, который встречается в высокогорьях западной и центральной частей Большого Кавказа и на Малом Кавказе в пределах Аджарской АССР. Анализ хромосом этого вида показал его диплоидную природу. А. П. Соколовская и О. О. Стрелкова (1948), исследуя флору альпийской части Центрального Кавказа, наряду с 16-хромосомными растениями обнаружили особи с 2n=18. Изученные к настоящему времени виды этой группы, произрастающие на территории СССР, имеют более высокую степень плоидности (Карпеченко, 1924—1925; Пробатова, Соколовская, 1983) и лишь у *T. lupinaster* L. наряду

Числа хромосом представителей подрода *Lotoidea* рода *Trifolium*

Вид	2n	Место и дата сбора материала
Sect. *Lupinaster* (Fabr.) Ser.		
T. polyphyllum C. A. Mey.	16	Красн.: окр. приюта Лагонаки, 18 VII 1979; гора Оштен, 18 VII 1979. Ставр.: верховья р. Кти-Теберда, 25 VII 1979. Каб.-Балк.: Приэльбрусье, Старый Кругозор, 2 VII 1974
Sect. *Amoria* (C. Presl) Lojac.		
T. montanum L.	16	Ставр.: окр. Сенгилеевского водохранилища, 3 VIII 1979; хутор Извещательный, 21 VIII 1980; левый берег р. Малый Зеленчук в районе с. Хабез, 27 VI 1979; Тебердинское ущелье, верховья р. Гидам, 14 IX 1980; с. Учкулан, 24 IX 1982
T. bordzilowskyi Grossh.**	16	Арм.: окр. с. Нор-Амберд, 28 VII 1982 (семена получены из Института ботаники АН АрмССР)
T. ambiguum Bieb.	32	Арм.: с. Нор-Амберд, 24 VII 1982 (семена получены из Института ботаники АН АрмССР); г. Севан, 3 X 1984; окр. Раздан, 3 X 1984
	48	Крым.: г. Симферополь, 2 IX 1984; Ангарский перевал, 2 IX 1984; окр. г. Старый Крым, 4 IX 1984. Красн.: в 10 км западнее ст-цы Даховской по дороге на гору Оштен, 17 VII 1979; ст-ца Даховская, 17 VII 1979; пос. Каменномостский, 16 VII 1979; пос. Псебай, 7 VI 1981. Ставр.: окр. Сенгилеевского водохранилища, 3 VIII 1977; с. Бешпагир, 9 VIII 1978; с. Александровское, 9 VIII 1978; хутор Извещательный, 18 VII 1980; Сычевы горы, окр. пос. Мичуринский, 28 VIII 1978; окр. г. Георгиевска, 10 VIII 1978 (loc. cl.); ст-ца Ессентукская, 16 VII 1980; с. Жако, 25 IX 1982; с. Эльбурган, 26 VII 1979; с. Верхняя Теберда, 14 VII 1977; Тебердинское ущелье, верховья р. Гидам, 14 IX 1980; с. Учкулан, 24 IX 1982. Каб.-Балк.: пос. Эльбрус, 10 VIII 1986; окр. с. Безенги, 13 IX 1982; ущелье р. Рцывашки, 12 IX 1982. Чеч.-Инг.: Сунженский хр., окр. с. Пседах, 7 IX 1978. Даг.: с. Каракадани, 14 VIII 1981; Araканский перевал, 13 VIII 1981; с. Аркас, 13 VIII 1981; Гимринский хр., гора Исмаил-Тау, 11 VIII 1981
T. egrissicum Mikheev et Magulaev	16	Ставр.: Тебердинский заповедник, хр. Мусса-Ачитара, 14 VIII 1979, 23 IX 1982. Каб.-Балк.: верховья р. Баксан, пос. Азау, 11 VIII 1986. Груз.: гора Бахмаро, 14 VIII 1980 (сборы А. Д. Михеева), 18 IX 1983
T. elizabethae Grossh.*	32	Каб.-Балк.: верховья р. Рцывашки, 12 IX 1982
T. ruprechtii Tamamsch. et Fed.*	27, 30, 32	Груз.: Крестовый перевал, 9 IX 1983
	32	Каб.-Балк.: верховья р. Рцывашки, 12 IX 1982
T. bobrovii Chalilov *	32	Азерб.: верховья р. Тертер, окр. курорта Истису, 13 IX 1983
T. repens L.	32	Крым.: Ангарский перевал, 2 IX 1984; г. Бахчисарай, 3 IX 1984; г. Старый Крым, 4 IX 1984. Красн.: г. Темрюк, 24 VII 1979; пос. Архипо-Осиповка, 4 IX 1981; с. Азовское, 22 VII 1979; с. Красная Горка, 20 VII 1979; приют Лагонаки, 18 VII 1979; приют Цице, 17 VII 1979; в 15 км западнее ст-цы Даховской, 17 VII 1979; ст-ца Даховская, 17 VII 1979; пос. Каменномостский, 15 VII 1979; ст-ца Дагестанская, 22 VII 1979; г. Майкоп, 16 VII 1981; ст-ца Пшехская, 20 VII 1979; пос. Псебай, 7 VI 1981. Ставр.: г. Ставрополь, 25 VII 1977; с. Бешпагир, 9 IX 1978; ст-ца Темнолесская, 28 VIII 1978; хутор Извещательный, 21 VIII 1981; г. Пятигорск, 13 IX 1977; г. Ессентуки, 18 VII 1981; с. Путь Ильича, 28 VII 1978; ст-ца Зеленчукская, 14 IX 1978; с. Хабез, 27 VII 1979; с. Жако, 25 IX 1982; пос. Домбай, 23 IX 1982; с. Верх-

Вид	2n	Место и дата сбора материала
		няя Теберда, 13 X 1974; с. Учкулан, 24 IX 1981. Каб.-Балк.: пос. Азау, 11 VIII 1986; пос. Эльбрус, 10 IX 1985; г. Нальчик, 10 IX 1978; с. Безенги, 13 IX 1982; с. Карасу, 13 IX 1982; ущелье р. Рцывашки, 12 IX 1982; с. Верхняя Балкария, 12 IX 1982. Сев.-Осет.: с. Лескен-1, 9 IX 1978; с. Толдзгун, 9 IX 1978; г. Алагир, 9 IX 1978; курорт Тамиск, 9 IX 1978; г. Моздок, 6 IX 1978. Чеч.-Инг.: Сунженский хр., в 3 км к юго-востоку от с. Пседах, 7 IX 1978; ст-ца Вознесенская, 7 IX 1978. Даг.: окр. оз. Шайтан-Казак, в 3 км северо-восточнее с. Чонтаул, 5 VIII 1981; с. Каракадани, 14 VIII 1981; с. Цудахар, 14 VIII 1981; с. Аркас, 12 VIII 1981; Араканский перевал, 12 VIII 1981; Гимринский хр., гора Исмаил-Тау, 10 VIII 1981; г. Махачкала, 1 VIII 1981. Арм.: окр. г. Севан, 3 X 1984; г. Раздан, 3 X 1984; г. Ереван, 2 X 1984; с. Гарни, 5 X 1984
T. hybridum L.	16	Красн.: ст-ца Гладковская, 24 VII 1979; хутор Садовый, 24 VII 1979; с. Павловское, 24 VII 1979; г. Крымск, 22 VII 1979; ст-ца Убинская, 23 VII 1979; с. Дефановка, 21 VII 1979; с. Молдавановка, 21 VII 1979; с. Хамышки, 16 VII 1979; пос. Никель, 17 VII 1979; в 10 км восточнее приюта Лагонаки, 17 VII 1979; ст-ца Даховская, 17 VII 1979; пос. Каменномостский, 16 VII 1979; г. Майкоп, 28 VII 1982; ст-ца Пшехская, 20 VII 1979. Ставр.: г. Ставрополь, Полковничий яр, 10 X 1981. Груз.: с. Енисели, 8 IX 1983. Арм.: Мегринский перевал, 17 VII 1982 (сборы Института ботаники АН АрмССР)
	32	Красн.: г. Темрюк, 22 VII 1979; ст-ца Убинская, 22 VII 1979; с. Павловское, 24 VII 1979; приют Лагонаки, 17 VII 1979
T. angulatum Waldst. et Kit.	16	Красн.: пос. Каменномостский, 15 VII 1979
		Sect. *Micranthemum* (C. Presl) Čelak.
T. retusum L.	16	Даг.: окр. г. Махачкала, 1 VIII 1981; с. Талги, 16 VIII 1981
		Sect. *Mistyllus* (C. Presl) Godr.
T. spumosum L.	16	Азерб.: Кубатлинский р-н, с. Мурадханлы, 14 V 1982 (сборы Михеева)
		Sect. *Chronosemium* Ser.
T. rytidosemium Boiss. et Hohen.*	14	Красн.: хр. Каменное море, 19 VII 1979; Абадзешский перевал, 18 VII 1979; гора Оштен, 19 VII 1979; приют Цице, 18 VII 1979. Каб.-Балк.: верховья р. Рцывашки, 12 IX 1982.
T. spadiceum L.**	14	Красн.: с. Дефановка, 21 VII 1979. Ставр.: окр. г. Ставрополя, 3 VII 1983; верховья р. Гидам, 14 IX 1980; с. Хурзук, 24 VII 1983. Каб.-Балк.: верховья р. Баксан, пос. Азау, 11 VIII 1986; с. Верхняя Балкария, 13 IX 1982. Арм.: г. Цахкадзор, 27 VII 1982 (сборы Института ботаники АН АрмССР)
	14, 15, 16	Ставр.: Тебердинское ущелье, пос. Домбай, 15 IX 1977. Каб.-Балк.: верховья р. Рцывашки, 12 IX 1982
T. aureum Poll.**	14	Ставр.: окр. г. Ставрополя, 13 VIII 1986. Каб.-Балк.: пос. Эльбрус, 20 VII 1985.
	14, 16	Ставр.: верховья р. Гидам, 23 IX 1973, 14 IX 1980. Каб.-Балк.: с. Верхняя Балкария, 12 IX 1982
T. grandiflorum Schreb.**	14	Крым.: г. Алушта, 8 IX 1984
T. campestre Schreb.	14	Крым.: окр. г. Алушта, 2 IX 1984; г. Старый Крым, 4 IX 1984. Красн.: г. Темрюк, 23 VII 1979;

Вид	2n	Место и дата сбора материала
		с. Павловское, 24 VII 1979; с. Красная Горка, 20 VII 1979; с. Асфальтовая Дорога, 20 VII 1979; пос. Архипо-Осиповка, 8 VIII 1982; с. Хамышки, 17 VII 1979; ст-ца Убинская, 22 VII 1979; г. Майкоп, 20 VI 1981; ст-ца Дагестанская, 15 VII 1979; пос. Каменномостский, 15 VII 1979; пос. Псебай, 7 VI 1981. Ставр.: г. Ставрополь, 6 VIII 1978; с. Хабез, 27 VI 1979; г. Теберда, 22 VIII 1974; с. Верхняя Теберда, 13 VIII 1974; с. Нижняя Теберда, 16 IX 1977; верховья р. Гидам, 14 IX 1980; с. Кызыл-Покун, 10 X 1980. Каб.-Балк.: с. Лескен, 9 IX 1978; с. Верхняя Балкария, 11 VIII 1976; с. Безенги, 13 IX 1982. Сев.-Осет.: с. Толдзгун, 9 IX 1978; с. Нижний Ларс, 6 IX 1983. Даг.: окр. Чиркейского водохранилища, 9 VIII 1981; с. Манасаул, 10 VIII 1981; гора Исмаил-Тау, 11 VIII 1981; с. Талги, 16 VIII 1981. Груз.: с. Гареджи, 17 IX 1983. Азерб.: г. Шеки, 9 IX 1983; с. Чаректар, 11 IX 1983; с. Надирханлы, 14 IX 1983; окр. водохранилища Серсанг, 11 IX 1983; с. Гетаван, 15 IX 1983; с. Неркин-Оратаг, 11 IX 1983. Арм.: г. Раздан, 3 X 1984; с. Гарни, 5 X 1984; Кармир-ванк, Сисианский район, 12 VIII 1982 (сборы Института ботаники АН АрмССР)
	14, 15, 16	Ставр.: окр. г. Ставрополя, 24 VII 1977; Тебердинское ущелье, верховья р. Гидам, 23 IX 1973
Sect. *Galearia* (C. Presl) Godr.		
T. fragiferum L.	16	Красн.: г. Геленджик, 24 VIII 1986. Ставр.: г. Ставрополь, 15 VII 1982; ст-ца Темнолесская, 28 VIII 1979; с. Хабез, 21 VIII 1980; с. Верхняя Теберда, 10 VIII 1979; с. Учкулан, 24 IX 1982; с. Путь Ильича, 28 VII 1978; с. Курсавка, 10 VIII 1978. Даг.: с. Ботлих, 10 VIII 1974; с. Чонтаул, 6 VIII 1981; окр. Чиркейского водохранилища, 8 VIII 1981
T. fragiferum L. subsp. *bonannii* (C. Presl) Sojak	16	Крым.: г. Бахчисарай, 3 IX 1984; г. Старый Крым, 4 IX 1984. Красн.: хутор Садовый, 24 VII 1979; с. Павловское, 24 VII 1979; ст-ца Гладковская, 24 VII 1979; ст-ца Варениковская, 23 VII 1979; г. Темрюк, 23 VII 1979; г. Крымск, 23 VII 1979; с. Азовское, 22 VII 1979; ст-ца Пшехская, 20 VII 1979; г. Горячий Ключ, 21 VII 1979; с. Красная Горка, 20 VII 1979; г. Геленджик, 24 VIII 1986; пос. Архипо-Осиповка, 2 IX 1981; г. Майкоп, 23 VII 1981; пос. Каменномостский, 16 VII 1979; пос. Псебай, 7 V 1981. Ставр.: г. Ставрополь, 24 VII 1977, 6 VIII 1978. Чеч.-Инг.: с. Пседах, 7 IX 1978; ст-ца Вознесенская, 7 IX 1978. Даг.: окр. оз. Шайтан-Казак, 5 VIII 1981; бархан Сарыкум, 4 VIII 1981. г. Махачкала, 11 VIII 1981; с. Манасаул, 11 VIII 1981; г. Дербент, 20 V 1984 (сборы А. Д. Михеева). Груз.: с. Бзыбта, 21 IX 1983; с. Шорапани, 17 IX 1983; г. Тбилиси, 17 IX 1983; с. Енисели, 8 IX 1983. Азерб.: г. Белоканы, 9 IX 1983; окр. водохранилища Серсанг, 15 IX 1983; с. Гетаван, 14 IX 1983; Арм.: г. Ереван, 2 X 1984; с. Гарни, 5 X 1984
T. tumens Stev.	16	Даг.: гора Исмаил-Тау, 1 VIII 1981; с. Аркас, 13 VIII 1981. Азерб.: с. Гетаван, 15 IX 1983

Примечание. Азерб. — Азербайджанская ССР, Арм. — Армянская ССР, Груз. — Грузинская ССР, Даг. — Дагестанская АССР, Каб.-Балк.: — Кабардино-Балкарская АССР, Красн. — Краснодарский край, Крым. — Крымская обл., Сев.-Осет. — Северо-Осетинская АССР, Ставр. — Ставропольский край, Чеч.-Инг. — Чечено-Ингушская АССР. Одной звездочкой отмечены виды, для которых число хромосом приводится впервые, двумя — виды; для которых установлены новые значения хромосомных чисел.

с тетра-, пента- и гексаплоидными растениями обнаружены и диплоидные (Ильин, Трухалева, 1960). Высказывается обоснованное мнение, что полиплоидия в пределах секции *Lupinaster* в большей степени свойственна видам Евразии по сравнению с американскими (Gillet, 1972). Считается, что клевера в Евразию проникли из Северной Америки (Бобров, 1947). Следовательно, переход на более высокий уровень плоидности — явление вторичное. В этой связи нахождение диплоидного вида за пределами первичного очага расселения рода представляет определенный интерес и свидетельствует об относительной древности этого вида.

Ближайшая к секции *Lupinaster* секция *Amoria* во флоре СССР представлена десятью видами: *T. montanum*, *T. bordzilowskyi*, *T. ambiguum*, *T. egrissicum*, *T. elizabethae*, *T. ruprechtii*, *T. bobrovii*, *T. repens*, *T. hybridum* и *T. angulatum*. Все эти виды произрастают и на Кавказе. Из них за пределами Кавказа встречаются *T. montanum*, *T. ambiguum*, *T. repens*, *T. hybridum* и *T. angulatum*; эндемиками данного региона являются *T. elizabethae* (Центральный Кавказ), *T. ruprechtii* (Главный Кавказский хребет и Закавказье), *T. bobrovii* (Карабах) и, по-видимому, *T. egrissicum* (Западный Кавказ и Приэльбрусье, западная часть Малого Кавказа). Ареал же *T. bordzilowskyi* охватывает Закавказье и приграничные районы Турции.

T. montanum собран нами в пяти пунктах. Везде число хромосом оказалось равным 16. Впервые 2n=16 для этого вида установил Г. Д. Карпеченко (1924—1925). В последующих работах это число подтверждалось неоднократно (Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Аграева, Грязнов, 1972; Nielsen, 1975), однако обнаружены и тетраплоидные растения (Chen, Gibson, 1971). Такое же число хромосом характерно и для близкого к *T. montanum* вида из Закавказья — *T. bordzilowskyi*, у которого П. Г. Жукова (1967) на семенном материале, полученном из Кировакана, определила 2n=28. По-видимому, коллектором была допущена ошибка в идентификации видовой принадлежности растений, с которых собирались семена.

Исключительно однотипным по числу хромосом 2n=48 оказался *T. ambiguum* из Крыма и Северного Кавказа. Тетраплоидная раса 2n=32 найдена в Армении. Ранее в сборах из этого района приводилось 2n=48 (Погосян и др., 1970). По литературным данным, этот вид образует полиплоидный ряд с числами хромосом 2n=16 (Карпеченко, 1924—1925; Соколовская, Стрелкова, 1948; Evans, 1962; Williams, 1980), 2n=32 (Evans, 1962; Williams, 1980; Williams, Verry, 1981) и, наконец, 2n=48 (Keim, 1953; Evans, 1962; Newton et al., 1970; Погосян и др., 1970; Фирсова и др., 1980). При этом Соколовская и Стрелкова исследовали растения, собранные из Центрального Кавказа без точного указания пункта сбора, а А. И. Погосян, С. Г. Наринян и В. Е. Восканян — с горы Арагац в Армении. К сожалению, в большинстве приведенных выше источников нет сведений о различиях между разноплоидными расами.

Близко к *T. ambiguum* стоит диплоидный вид *T. egrissicum*, описанный с горы Бахмаро в Грузии. Кроме того, он обнаружен в Тебердинском заповеднике и в Приэльбрусье. Разорванность ареала объясняет различия между популяциями, выражающиеся во внешнем облике растений. Так, на Большом Кавказе вид представлен особями с крепкими, слабоприподнимающимися у основания стеблями с небольшим числом листьев, а на горе Бахмаро — низкорослыми, довольно густо облиственными растениями. В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) под названием *T. ambiguum* хранятся образцы растений из приграничных к СССР районов Турции и Ирана, идентичных тем, что собраны нами в Тебердинском заповеднике.

Результаты массового анализа хромосомных чисел *T. egrissicum* и *T. ambiguum* в районе их соприкосновения (хр. Мусса-Ачитара), при котором не выявлены их гибриды, свидетельствуют о наличии репродуктивной изоляции между ними. В то же время обнаружены и некоторые морфологические различия, которые послужили основанием для описания диплоидной расы в качестве самостоятельного вида *T. egrissicum* (Михеев, Магулаев, 1987). Высокий уровень плоидности увеличил физиологическую пластичность, в результате чего в настоящее время *T. ambiguum* широко расселен не только в горных и предгорных районах, но и в степной части Северного Кавказа, где по днищам

балок, берегам канав, а то и на слабо закрепленных песчаных склонах занимает значительное место в травостое.

Числа хромосом у *T. elizabethae*, *T. bobrovii* и *T. ruprechtii* ранее не определялись. Все они оказались тетраплоидными (2n=32).

Эта группа видов связана особями, категорическое отнесение которых к тому или иному виду затруднительно, так как различия между ними носят в основном количественный характер: как и следовало ожидать, многохромосомные растения имеют более высокие стебли, крупные листья, соцветия, части цветка и семена по сравнению с малохромосомными. Несколько обособленное место занимает *T. elizabethae*, характеризующийся рыхлыми головками и цветками на более длинных ножках. Однако в районе совместного произрастания с *T. ruprechtii* (ущелье р. Рцывашки, Кабардино-Балкарская АССР) немало особей с промежуточными между этими видами признаками. Что же касается *T. ruprechtii* и *T. bobrovii*, то по описанию этих видов первый отличается от второго главным образом укороченными (5—7 см) стеблями и маленькими почти округлыми листочками. Изучение же природных популяций этих видов, гербарных образцов *T. ruprechtii*, хранящихся в БИНе, показывает, что отличия между ними несущественны. Так, в популяции *T. ruprechtii* из Центрального Кавказа обнаруживаются особи почти бесстебельные и с хорошо развитыми стеблями, с округлыми и более узкими листочками. Перенесенные в культуру растения этого вида имеют высоту 20—25 см. Такие же крупные гербарные образцы этого вида хранятся и в Гербарии БИНа. Поэтому видовая самостоятельность *T. bobrovii* вызывает сомнения. Что же касается такого по описанию признака *T. ruprechtii*, как низкорослость, то следовало бы в дальнейшем внести коррективы, указав пределы изменчивости по этому признаку.

По-видимому, редукция числа хромосом в пределах обсуждаемой группы видов (ряд *Ambigua* Bobr. и ряд *Pallescentia* Bobr.) — явление вторичное, о чем свидетельствует анализ мейоза и фертильности их пыльцы. Так, оказалось, что первое деление мейоза протекает без существенных нарушений как у гексаплоидного *T. ambiguum* и тетраплоидного *T. ruprechtii*, так и у диплоидного *T. egrissicum*. Не обнаружены аномалии и в структуре тетрад микроспор и на стадии одноядерных микроспор. Однако сформировавшиеся в результате микрогаметогенеза пыльцевые зерна отличаются по фертильности: 99 % у *T. ambiguum* (2n=48), 91 % у *T. ruprechtii* (2n=32), 83 % у *T. egrissicum* (2n=16).

Следующий вид данной секции *T. repens* в исследуемом регионе представлен тетраплоидными (2n=32) особями, что соответствует известным до сих пор сведениям о числе хромосом этого вида (Хромосомные числа цветковых растений, 1969). Правда, в отдельных случаях ранее обнаруживались растения с 2n=48 (Moriya, Kondo, 1950) и 2n=64 (Levan, 1942; Brewbaker, Keim, 1953; Tatuno, Kodama, 1965; Mackewicz, 1970). Нами определены также числа хромосом растений, собранных в Мурманской обл. (г. Апатиты, 12 VIII 1984), Карельской АССР (окрестности г. Петрозаводска, 10 VIII 1984) и в Подмосковье (Быково, 16 VIII 1984), — во всех случаях 2n=32.

Полиплоидный ряд с числом хромосом 2n=16, 32 образует *T. hybridum*; только диплоидные растения обнаружены в окрестностях г. Апатиты (сборы 13 VIII 1984). Значение 2n=32 ранее для этого вида приводилось лишь один раз (Williams et al., 1982).

И наконец, установленное нами 2n=16 подтверждает ранее известное для *T. angulatum* число хромосом (Tarnavschi, 1948).

T. retusum из секции *Micranthemum*, как и *T. spumosum* из секции *Mistyllus*, имеет 2n=16. Такое же число хромосом ранее было определено для обоих видов (для первого — Карпеченко, 1924—1925; Chen, Gibson, 1971; Kozuharov et al., 1974; Angulo, de Figueras, 1978—1979; а для второго — Pritchard, 1969).

Несколько особняком в подроде *Lotoidea* стоит секция *Chronosemium*. Мы изучили 5 видов этой секции: *T. rytidosemium*, *T. grandiflorum*, *T. spadiceum*, *T. aureum*, *T. campestre*. Для всех видов характерно 2n=14. Однако в популяциях последних трех видов из верховий Теберды (Ставропольский край) и Черека-Балкарского (Кабардино-Балкарская АССР) изредка встречаются 15—16-хромосомные проростки. Причем в одной и той же головке обнаруживаются

как нормальные диплоидные, так и с дополнительными хромосомами семена. Последние, по-видимому, возникают вследствие нарушений в мейозе. По литературным сведениям, 2n=14 определено как у *T. spadiceum* (Карпеченко, 1924—1925) и *T. aureum* (Kozuharov et al., 1974; Nielsen, 1975), так и у *T. campestre* (Angulo et al., 1971; Kozuharov et al., 1974; Nielsen, 1975; Погосян, 1981). 16 хромосом найдено у *T. grandiflorum* (El-Baba, 1980). Известно, что наряду с 14-хромосомными данная секция включает и 16-хромосомные виды (Хромосомные числа цветковых растений, 1969; El-Baba, 1980; Taylor et al., 1983).

Все изученные таксоны из секции *Galearia* имеют диплоидное число хромосом 2n=16, что согласуется с известными в литературе сведениями (Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Kozuharov et al., 1974; Nielsen, 1975). Поскольку *T. fragiferum* свободно скрещивается с *T. neglectum* C. M. Mey. (=*T. bonannii* C. Presl) и дает фертильные гибриды на уровне естественной плоидности, т. е. без дальнейшего удвоения числа хромосом у гибридов (Kazimierski, Kazimierska, 1973), последний мы рассматриваем как подвид *T. fragiferum*.

Таким образом, кариологический анализ клеверов подрода *Lotoidea* показывает, что большинство видов имеет диплоидную природу при x=7 и x=8. Полиплоиды обнаружены только в пределах секции *Amoria*, в частности у видов, близких к *T. ambiguum* (ряд *Amoria* и ряд *Pallescentia*). В эволюции этой группы видов геномные мутации сыграли значительную роль.

ЛИТЕРАТУРА

Аграева Л. С., Грязнов И. Н. О хромосомных комплексах некоторых видов клевера. Сообщ. I. — Учен. зап. Горьков. ун-та, 1972, вып. 125, с. 61—63. — *Бобров Е. Г.* Виды клеверов СССР. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1947, сер. 1, вып. 6, с. 164—344. — *Бобров Е. Г.* Об объеме рода *Trifolium* L. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 11, с. 1593—1599. — *Жукова П. Г.* Кариология некоторых растений, переселенных в Полярноальпийский ботанический сад. — В кн.: Переселение растений на Полярный Север. Ч. 2. Л.: Наука, 1967, с. 130—149. — *Ильин М. М., Трухалева Н. А.* О расах *Trifolium lupinaster* L. s. l. — ДАН СССР, 1960, т. 132, № 1, с. 217—219. — *Карпеченко Г. Д.* Кариологический очерк рода *Trifolium* L. — Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 1924—1925, т. 14, вып. 1, с. 271—279. — *Лачашвили И. Я.* Триба *Trifolieae* (Bronn) Benth. emend. Hutch. на Кавказе. — Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1976, вып. 33, с. 26—35. — *Магулаев А. Ю.* Хромосомные числа некоторых растений Северного Кавказа. — В кн.: Флора и растительность Восточного Кавказа. Орджоникидзе: Северо-Осетинское кн. изд-во, 1974, с. 116—117. — *Михеев А. Д., Магулаев А. Ю.* Новый вид рода *Trifolium* (*Fabaceae*) с Малого Кавказа. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 9, с. 1256—1258. — *Погосян А. И.* Числа хромосом некоторых видов цветковых растений Армении (*Iridaceae*, *Liliaceae*, *Fabaceae*). — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1981, с. 5—22. — *Погосян А. И., Наринян С. Г., Восканян В. Е.* Материалы к кариологическому изучению растений верхней части альпийского пояса г. Арагац. — Биол. журн. Армении, 1970, т. 23, № 7, с. 48—53. — *Пробатова Н. С., Соколовская А. П.* Новые числа хромосом для сосудистых растений с островов залива Петра Великого (Приморский край). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1655—1662. — *Соколовская А. П., Стрелкова О. С.* Географическое распространение полиплоидов. III. Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта. — Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1948, т. 66, вып. 8, с. 195—216. — *Фирсова Э. К., Мезенцев А. В., Рубцов М. И.* Межвидовая гибридизация клевера с использованием культуры зародышей. — Селекция и семеноводство, 1980, № 1, с. 16—18. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Ред. Ан. А. Федоров. Л.: Наука, 1969. 928 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» т. 1—30. Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Angulo M. D., de Figueras M. C.* Numeros cromosómicos y sacos polinicos en especies del género *Trifolium*. — Genet. iber., 1978—1979, vol. 30—31, p. 129—160. — *Angulo M. D., Sánchez de Rivera A. M.; González-Bernáldez F.* Estudios cromosómicos en el género *Trifolium*. V. — Bol. Soc. Broter., 1971, ser. 2, vol. 45, p. 253—275. — *Brewbaker J. L., Keim W. F.* A fertile interspecific hybrid in *Trifolium* (4n *T. repens* L. ×4n *T. nigrescens* Viv.). — Amer. Naturalist, 1953, vol. 87, N 836, p. 323—326. — *Chen C.-C., Gibson P. B.* Karyotypes of fifteen *Trifolium* species in section *Amoria*. — Crop. Sci., 1971, vol. 3, N 3, p. 441—445. — *El-Baba J.* Contribution à létude cytotaxinomique des *Trifolium* du Liban. — Bul. Soc. Bot. France, 1980, t. 127, N 1, p. 53—58. — *Evans A. M.* Species hybridization in *Trifolium*. I. Methods of overcoming species incompatibility. — Euphytica, 1962, vol. 11, N 2, p. 164—176. — *Gillet J. M.* Taxonomy of *Trifolium* (*Leguminosae*). IV. The American species of section *Lupinaster* (Adanson) Seringe. — Canad. J. Bot., 1972, vol. 50, N 10, p. 1975—2007. — *Kazimierski T., Kazimierska E. M.* Hybrids in *Hianthia* Section *Trifolium* Genus. I. Morphological characters and fertility. — Genet. Polon., 1973, vol. 13, N 4, p. 67—90. — *Keim W. F.* Interspecific hybridization in *Trifolium* utilizing embryo culture techniques. — Agron. J., 1953, vol. 45, N 12, p. 601—606. — *Kozuharov S. I., Petrova A. V., Markova T.* In IOPB chromosome number reports. XLIV. — Taxon, 1974, vol. 23, N 2—3, p. 373—380. —

Levan A. Plant breeding induction of polyploidy and some results in clover. — Hereditas, 1942, vol. 28, N 1—2, p. 245—246. — *Mackewicz T.* Microsporogenesis and heterochromatin grains in octoploid *Trifolium repens* L. — Genet. Polon., 1970, vol. 11, N 1, p. 37—44. — *Moriya A., Kondo A.* Cytological studies of forage plants. II. Legumes. — Jap. J. Genet., 1950, vol. 25, p. 131—134. — *Newton D. L., Kendall W. A., Taylor N. L.* Hybridization of some *Trifolium* species through stylar temperature treatments. — Theoret. Appl. Genetics, 1970, vol. 40, N 2, p. 59—62. — *Nielsen I.* Chromosome counts in the genus *Trifolium* — Bot. Tidsskr., 1975, vol. 70, N 2—3, p. 180—183. — *Pritchard A. J.* Chromosome numbers in some species of *Trifolium.* — Austral. Agric. Res., 1969, vol. 29, p. 883—887. — *Tarnavschi I. T.* Die Chromosomenzahlen der Autophyton-Flora von Rumänien mit einem Ausblick auf Polyploidie-Problem. — Bul. Grädin. Bot. Mus. Univ. Cluj, 1948, vol. 28, suppl. 1, p. 1—130. — *Tatuno S., Kodama A.* Cytological studies on root nodules of some species in *Leguminosae*. I. — Bot. Mag. Tokyo, 1965, vol. 78, N 930, p. 503—509. — *Taylor N. L., Gillet J. M., Giri N.* Morphological observations and chromosome numbers in *Trifolium* L. section *Chronosemium* Ser. — Cytologia, 1983, vol. 48, N 3, p. 671—677. — *Williams E.* Hybrids between *Trifolium ambiguum* and *T. hybridum* obtained with the aid of embryo culture. — New Zeal. J. Bot., 1980, vol. 18, N 2, p. 215—220. — *Williams E. G., Plummer J., Phung M.* Cytology and fertility of *Trifolium repens*, *T. ambiguum*, *T. hybridum*, and interspecific hybrids. — New Zeal. J. Bot., 1982, vol. 20, N 1, p. 115—120. — *Williams E. G., Verry I. M.* A partially fertile hybrids between *Trifolium repens* and *T. ambiguum.* — New Zeal. J. Bot., 1981, vol. 19, N 5, p. 1—7.

Ставропольский государственный
педагогический институт

Получено 14 I 1987.

УДК 581.44 : 633.11 Бот. журн., т. 72, № 10

И. Г. Калиненко

СЛУЧАЙ ВЕТВЛЕНИЯ СТЕБЛЕЙ У ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

I. G. KALINENKO. THE CASE OF STEM BRANCHING IN WINTER WHEAT

Описывается редкий, неизвестный до сих пор в науке случай ветвления стеблей у озимой пшеницы.

В тепличном опыте зимой 1985—1986 гг. в посеве карликового образца 766/84 озимой пшеницы из контрольного питомника (Донская безостая × Питикул, Молдавия) появилось необычное растение с ветвистыми стеблями.

Посев был проведен 31 X 1985 г. недояровизированными семенами (длительность яровизации 39 дн). Здесь же в теплице посеяли и семена того же образца полностью яровизированные (длительность яровизации 62 дн). Этот посев был проведен всего лишь на 8 дн раньше, чем посев недояровизированными семенами, однако разрыв в колошении между ними (из-за прохождения последним стадии яровизации в необычных условиях) был значительно большим.

Колошение образца 766/84 в посеве полностью яровизированными семенами было отмечено 23 XII 1985 г., т. е. через 59 дн после посева. Колошение образца, посеянного недояровизированными семенами, началось только 28 I 1986 г., т. е. через 89 дн после посева и было очень недружным.

Все растения от посева недояровизированными семенами были значительно мощнее, но еще более мощным было появившееся здесь необычное растение. Высота его до колошения достигала 50—60 см, в то время как высота выколосившихся растений исходного образца 766/84 от посева недояровизированными семенами не превышала 50 см. По-видимому, очень мощной у этого растения была и корневая система.

Описываемое высокорослое растение слишком долго не колосилось. Первый колос появился только 20 II 1986 г., т. е. через 111 дн после посева и через 22 дн после колошения исходного образца от посева недояровизированными семенами. Вслед за первым колосом появились колосья и на других стеблях высокорослого растения. В целом оно по сравнению с исходным карликовым образцом стало выделяться своим гигантизмом (до 125 см выс., рис. 1) и мощными листьями (до 50 см дл.).

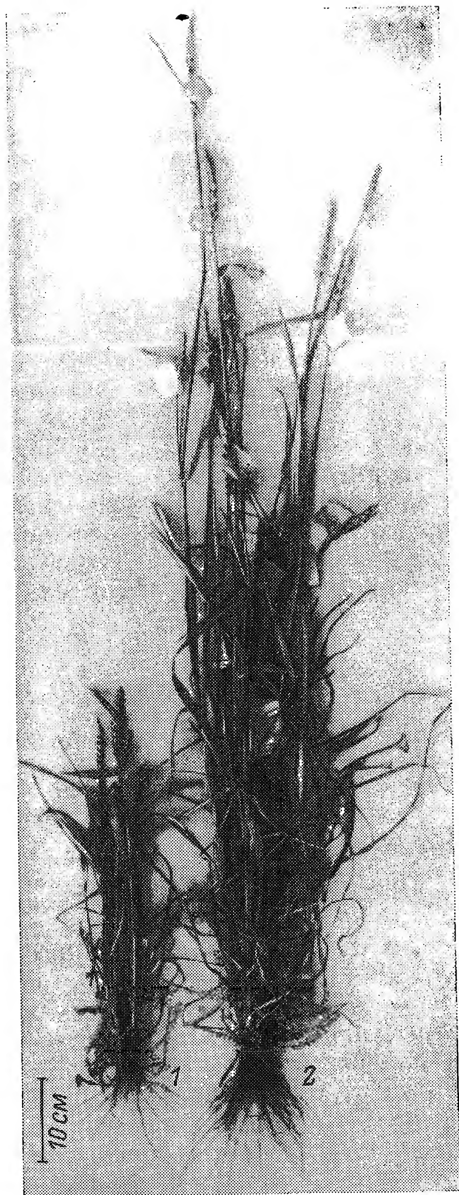


Рис. 1. Растения озимой пшеницы.

1 — исходный карликовый образец 766/84; *2* — высокорослое растение 766/84.

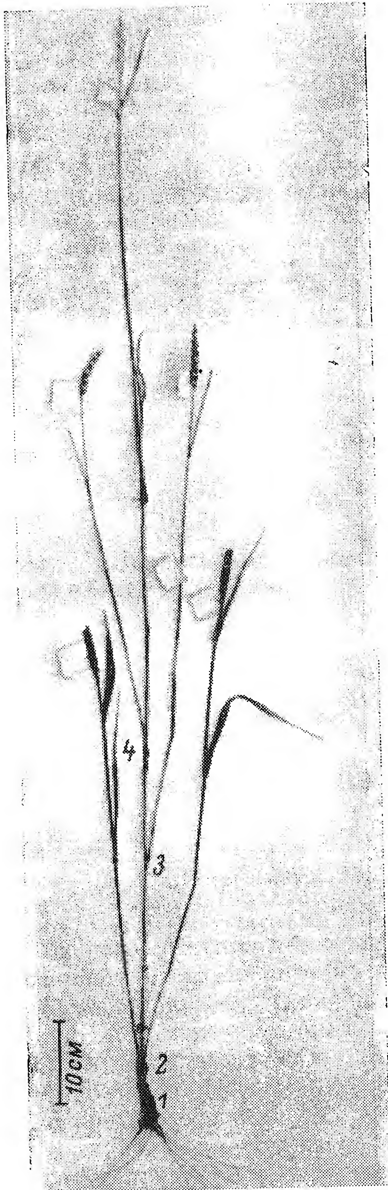


Рис. 2. Стебель высокорослого растения 766/84 с четырьмя побегами второго порядка.

Колошение побегов высокорослого растения 766/84 было очень недружным. Появление новых колосьев продолжалось до 12 IV 1986 г. Возможно, этот процесс длился бы и далее, но в апреле в дневные часы в теплице установилась очень высокая температура (до +50—60 °С). Наблюдения прекратили 30 IV 1986 г.

Было замечено, что новые колосья появлялись не только на основных стеблях, выросших из узла кущения. На некоторых стеблях из узлов соломины образовались боковые побеги (стебли второго порядка), которые сформировали колосья с полноценным зерном, т. е. наблюдалось ветвление стеблей (рис. 2).

Характеристика высокорослого растения: число основных стеблей с колосьями — 11, колошение их происходило от 20 II до 10 IV 1986 г., боковые побеги колосились от 19 III до 6 IV, всего на растении образовалось 20 колосьев с общим числом зерен 372.

Не вызывает сомнения, что высокорослое растение 766/84 не примесь какого-то сорта или образца пшеницы, поскольку подобных по высоте и биологии форм пшеницы в посевах Донского селекционного центра нет. Вероятнее всего, это мутация. В пользу такого предположения говорит и то, что высокорослое растение оказалось к тому же и совершенно устойчивым к мучнистой росе, тогда как исходный образец, в котором оно появилось, был сильно поражен этой болезнью (на 3.0—3.5 балла) и является наследственно неустойчивым к ней. Нет в селекцентре и других высокорослых сортов или форм пшеницы с такой высокой устойчивостью к мучнистой росе.

Предполагаем, что ветвление стеблей высокорослого растения 766/84 может оказаться явлением не наследственного, т. е. модификационного характера. Возникло оно в результате необычно длительной задержки развития растений в период от всходов до выхода в трубку (65—70 дн), особенно на тех этапах органогенеза, когда формируются не только генеративные органы зачаточных колосьев, но и междоузлия, узлы соломины и листья. Именно в это время под влиянием обильного поступления питательных веществ в узлах соломины образовались почки боковых побегов с зачаточными колосьями. Они росли и развивались вместе с основным стеблем и колосом, несколько отставая от них. Так, например, колошение одного из основных стеблей отмечено 3 III, а колошение четырех стеблей второго порядка на нем продолжалось с 19 III по 12 IV, т. е. в течение 25 дн с интервалами от 3 до 16 дн. Сначала колосились стебли, выросшие из верхних, затем последовательно — из более нижних узлов соломины.

Дальнейшее изучение хозяйственно-биологических и морфологических признаков и свойств оригинального высокорослого растения озимой пшеницы 766/84 в полевых, тепличных и лабораторных условиях позволит установить природу его особенностей и возможность их использования в селекционных целях.

Донской селекцентр НПО «Дон»

Получено 6 VI 1986.

УДК 582.341 (470.21) Бот. журн., т. 72, № 10

Е. О. Кузьмина

О РАСПРОСТРАНЕНИИ СФАГНОВЫХ МХОВ НА БОЛОТАХ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

E. O. KUZMINA. ON THE DISTRIBUTION OF SPHAGNUM MOSSES IN THE SWAMPS OF THE SYLVAN ZONE OF THE MURMANSK REGION

Приведены списки сфагновых мхов болот лесной зоны Мурманской обл. Уточнены встречаемость и размеры покрытия по некоторым районам сбора, по видам сфагновых мхов. Даны новые точки распространения редких видов сфагновых мхов. В отличие от Карелии и Северо-Запада РСФСР здесь отсутствуют *Sphagnum palustre*, *S. rubellum*, *S. pulchrum*, напротив, довольно часты *S. papillosum*, *S. nemoreum*, *S. lindbergii*, *S. compactum*, *S. subfulvum*.

Основой данной статьи послужили материалы определений сфагновых мхов, собранных в Мурманской обл. во время экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Кольским отрядом Лаборатории картографии (И. А. Паянская-Гвоздева) в 1980 г. и болотным отрядом Лаборатории растительности лесной зоны в 1985 г. (М. С. Боч). Всего было просмотрено и определено около 900 образцов сфагновых мхов. Районы сборов материала указаны на рисунке, они приурочены к подзоне северо-таежных лесов. Р. Н. Шляков и Н. А. Константинова (1982) в Мурманской обл. отметили 32 вида сфагновых мхов. Для сравнения укажем, что на Северо-Западе РСФСР найдено 35 видов сфагновых мхов (Боч, Кузьмина, 1985), в Карельской АССР — 36 (Елина и др., 1984), в Финляндии — 36 (Isoviita, 1970). Таким образом, при продвижении к северу наблюдается некоторое обеднение флоры сфагновых

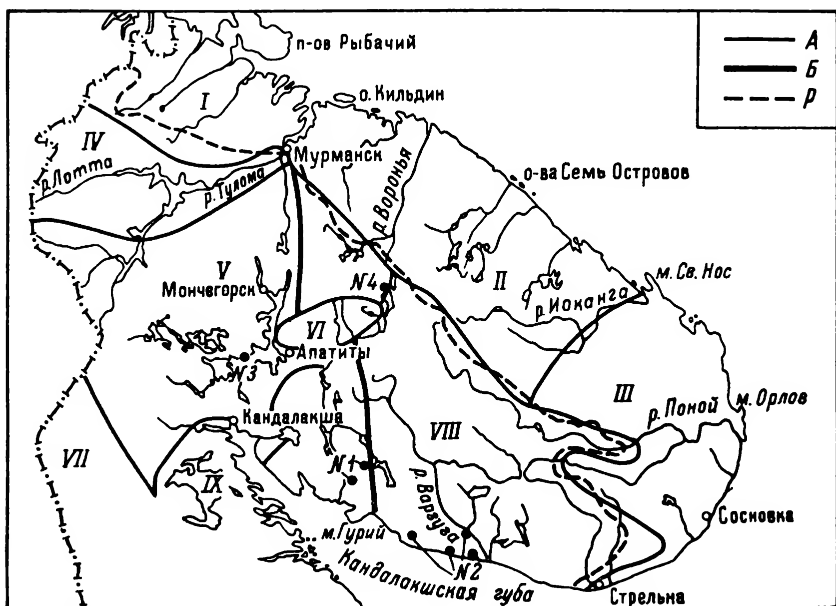
мхов. В табл. 1 приведены списки видового состава, встречаемость и трофность видов сфагновых мхов ряда регионов европейской части СССР. Из таблицы видно, что до Мурманской обл. не доходят некоторые бореальные виды, встречающиеся на Северо-Западе РСФСР: *Sphagnum rubellum*, *S. pulchrum*; реже произрастают *S. centrale*, *S. contortum*, *S. girgensohnii*, *S. magellanicum*, *S. wulfianum*; такие виды, как *S. cuspidatum*, *S. fallax*, *S. flexuosum* и *S. fimbriatum*, для болот Кольского п-ова являются очень редкими по сравнению с болотами

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость и трофность видов сфагновых мхов на болотах некоторых районов европейского Севера

Вид	Мурманская обл.		Карельская АССР		Северо-Запад РСФСР	
	Частота встречаемости	Трофность	Частота встречаемости	Трофность	Частота встречаемости	Трофность
Shpagnum angustifolium (Russ.) C. Jens.	Ч	ОМ	Ч	О	Ч	ОМ
— *S. aongstroemii* C. Hartm.	Р	М	Рас.	МО	Р	М
— *S. auriculatum* Schimp.	Р	Е	Р	—	—	—
S. balticum (Russ.) C. Jens.	Ч	ОМ	Ч	О	Ч	ОМ
S. centrale C. Jens.	ЧРас.	М	Ч	М	Рас.	М
S. compactum DC.	Ч	ОМ	Рас.	О	Р	ОМ
S. contortum K. F. Schultz.	РРас.	Е	Рас.	Е	Рас.	Е
S. cuspidatum Ehrh. ex Hoffm.	Р	М	Рас.	О	Ч	ОМ
S. fallax Klinggr.	Р	М	Ч	М	Ч	ОМ
S. fimbriatum Wils.	Р	М	Рас.	МО	Рас.	МЕ
S. flexuosum Dozy et Molk.	Р	М	Ч	МО	Ч	ОМ
S. fuscum (Schimp.) Klinggr.	Ч	ОМ	Ч	О	Ч	ОМ
S. girgensohnii Russ.	Рас.	М	ЧРас.	М	ЧРас.	МЕ
— *S. jensenii* H. Lindb.	—	—	Рас.	МО	Рас.	МЕ
S. lindbergii Schimp.	Ч	МО	Ч	О	Р	ОМ
S. magellanicum Brid.	ЧРас.	ОМ	Ч	О	Ч	ОМ
S. majus (Russ.) C. Jens.	Рас.Ч	ОМ	Ч	О	Ч	ОМ
S. nemoreum Scop.	Ч	ОМ	Ч	МО	Рас.	ОМ
S. papillosum Lindb.	Ч	ОМ	Ч	О	Рас.	ОМ
S. platyphyllum (Braithw.)	Р	МЕ	Рас.	Е	Рас.	МЕ
— *S. quinquefarium* (Brathw.) Warnst.	Р	—	Р	—	Р	—
S. riparium Aongstr.	Ч	МЕ	Ч	МЕ	Ч	МЕ
S. russowii Warnst.	Ч	ОМ	Ч	М	Ч	ОМ
S. squarrosum Crome	Рас.	МЕ	Рас.	Е	Ч	МЕ
S. subfulvum Sjörs	Ч	МЕ	Рас.	МЕ	—	—
S. subnitens Russ et Warnst.	Р	МЕ	Р	Е	Р	М
S. subtile (Russ.) Warnst.	Р	М	Р	—	Р	МЕ
S. subsecundum Nees	РРас.	МЕ	Ч	МЕ	Рас.	МЕ
S. tenellum Brid.	Р	ОМ	Рас.	О	Р	ОМ
S. teres (Schimp.) Aongstr.	ЧРас.	МЕ	Рас.	МЕ	Рас.	МЕ
S. warnstorfii Russ.	Ч	М	Ч	Е	Рас.	МЕ
— *S. wulfianum* Girg.	Р	М	Рас.	МЕ	Рас.	М
S. imbricatum Russ.	—	—	Р	М	—	—
S. inundatum Russ.	—	—	Р	Е	Р	МЕ
— *S. obtusum* Russ.	—	—	Ч	МЕ	Рас.	МЕ
— *S. palustre* L.	—	—	—	—	—	—
S. pulchrum (Braithw.) Warnst.	—	—	Р	М	Р	ОМ
S. rubellum Wils.	—	—	Р	О	Рас.	М

Примечание. Ч — часто, Рас. — рассеянно, Р — редко встречающиеся виды; О — олиготрофные, М — мезотрофные, Е — евтрофные виды; ОМ, МЕ — виды с соответствующей степенью трофности. Прочерк означает отсутствие вида и сведений о нем. Две оценки встречаемости — у тех видов, для которых наши данные не совпадают с приведенными в литературе: первая — оценка по Шлякову и Константиновой (1983), вторая — по результатам наших исследований поведения вида на болотах лесной зоны Мурманской обл. Данные по Мурманской обл. взяты из работы Шлякова и Константиновой (1982), по Северо-Западу — Боч и Кузьминой (1985), по Карельской АССР — В. Д. Лопатина (1983). Черточка перед видом означает отсутствие гербарных сборов на болотах лесной зоны Мурманской обл. Подчеркнутые обозначения в графах «Частота встречаемости» уточнены нами.



Флористические районы Кольского п-ова (по: Раменская, 1983; с коррективами Шлякова и Константиновой, 1982) и места сборов сфагновых мхов.

Флористические районы Кольского п-ова: *I* — Северо-Западный, *II* — Териберский, *III* — Восточный, *IV* — Лотто-Туломский (выделен в ранг района), *V* — Имандровский (выделен в ранг района), *VI* — Хибино-Ловозерский, *VII* — Юго-Западный (выделен в ранг района), *VIII* — Поной-Варзуга, *IX* — Ковдорский. Места сборов мхов: № 1 — окрестности пос. Умбы, № 2 — низовья р. Варзуги, № 3 — оз. Имандра, № 4 — окрестности Ловозера. *А* — граница флористических районов, *Б* — предложенная нами граница между V и VIII районами, р — граница тундровой зоны.

Северо-Запада РСФСР. Ряд видов, напротив, встречается чаще в Мурманской обл., чем в более южных регионах, это — *S. papillosum*, *S. nemoreum*, *S. lindbergii*, *S. compactum*, *S. subfulvum*. Одинаково часты как в Мурманской обл., так и в Карелии, и на Северо-Западе РСФСР *S. angustifolium*, *S. balticum*, *S. fuscum*, *S. majus*, *S. riparium*, *S. russowii*. Достаточно редкими для вышеупомянутых регионов являются *S. aongstroemii*, *S. subnitens*, *S. subtile*, *S. tenellum*. Наиболее активны виды сфагнов на болотах лесной зоны Мурманской обл.: *S. fuscum*, *S. papillosum*, *S. lindbergii*, *S. angustifolium*, *S. majus*, *S. compactum*, *S. balticum*, *S. nemoreum*. Менее активны виды сфагнов, притом и встречающиеся не столь часто, — *S. centrale*, *S. russowii*, *S. teres*, *S. subsecundum*, *S. squarrosum*, *S. girgensohnii*, *S. riparium*, *S. magellanicum*, *S. subfulvum*.

К числу видов, принимающих незначительное участие в сложении растительных сообществ болот Мурманской обл., относятся виды, вообще редкие для болот севера: *S. wulfianum*, *S. aongstroemii*, *S. contortum*, *S. platyphyllum*, *S. subtile*, *S. subniters* и *S. cuspidatum*, *S. fallax*, *S. fimbriatum*, *S. tenellum*, последние 4 вида имеют более широкое распространение по сравнению с первыми. Массовое обследование видового состава сфагнового покрова болот позволяет нам внести коррективы о встречаемости ряда видов сфагновых мхов Мурманской обл. по сравнению с данными Шлякова и Константиновой (1982). Так, *S. majus* встречался довольно часто и имел специфическую экоформу: стеблевой лист треугольно-языковидный, со свернутой верхушкой, с порами и обильными волокнами; веточный лист серповидно согнутый с порами в 2 ряда в водоносных клетках, при этом сохраняется трапециевидная форма хлорофиллоносных клеток. *S. jensenii*, напротив, вообще нами не был встречен. Не исключено, что ранее за этот вид принималась одна из экоформ *S. majus*; например, в сборах А. С. Салазкина (1936) *S. majus* и *S. jensenii* упоминаются вместе. Гораздо чаще, нежели это отмечено Шляковым и Константиновой, встречаются *S. contortum* и *S. subsecundum* и реже — *S. centrale*, *S. magellanicum*, *S. squarrosum* и *S. teres*. Эти изменения в характере распространения ряда видов, приводимых в табл. 1, касаются только болот лесной зоны Мурманской обл. Возможно, что в пределах тундр Кольского п-ова некоторые из них (не бореальные)

ТАБЛИЦА 2

Частота встречаемости и покрытие (в %) видами сфагновых мхов по районам исследований

Вид	Место сбора											
	Умба (№ 1)			р. Варзуга (№ 2)			оз. Имандра (№ 3)			Ловозеро (№ 4)		
	Встречаемость	Покрытие		Встречаемость	Покрытие		Встречаемость	Покрытие		Встречаемость	Покрытие	
		большое	малое		большое	малое		большое	малое		большое	малое
Sphagnum angustifolium	Ч	20—65	5—10	Ч	20—98	5—10	Ч	75	—	Ч	—	0.5—10
S. balticum	Ч	15—90	5	Ч	25—100	1	Ч	25—50	—	Ч	100	5—10
S. centrale	Р	50	—	Р	—	1	Р	—	1	—	—	—
S. compactum	Ч	—	0.5	Рас.	50	1	Ч	50—60	1	Ч	20—95	1—5
S. contortum	Р	—	0.5	Р	—	0.5	—	—	—	—	—	—
S. cuspidatum	Р	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. fallax	Р	—		Р	98	—	—	—	—	—	—	—
S. fimbriatum	Р	—	0.5	Р	—	0.5	—	—	—	—	—	—
S. fuscum	Ч	20—90	10	Ч	30—80	5—1	Ч	40—75	—	Ч	20—75	1—10
S. girgensohnii	Р	—	0.5	—	—	—	Р	45—50	0.5	—	—	—
S. jensenii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. lindbergii	Ч	50—90	1—5	Ч	30—100	3	Ч	55—70	—	Ч	15—100	0.5—5
S. magellanicum	Р	—	1—5	Рас.	—	1—5	Р	15	—	Рас.	55	0.5
S. majus	Ч	50—100	1—10	Ч	95	10	Ч	35—55	—	Р	55	—
S. nemoreum	Ч	15—40	2—10	Ч	20	1—8	Р	—	10	Ч	—	1—5
S. papillosum	Ч	15—90	1—10	Ч	25	1—5	Рас.	70	10	Рас.	15—30	5—10
S. platyphyllum	Р	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. riparium	Р	50	—	Ч	20—100	0.5	Рас.	—	0.5	Ч	100	100
S. russowii	Ч	20—35	5—10	Ч	98	0.5—5	Ч	35—50	—	Ч	15—20	1—5
S. squarrosum	—	—	—	Р	—	0.5	Р	—	10	—	—	—
S. subfulvum	Ч	20—95	0.5	—	—	—	Рас.	—	5	—	—	—
S. subnitens	Р	—	0.5	Р	—	—	Р	—	0.5	—	—	—
S. subsecundum	Ч	20—25	1—10	—	—	—	Рас.	—	3—5	Р	35	3
S. tenellum	—	—	—	Р	30	—	—	—	—	—	—	0.5
S. teres	—	—	—	—	—	—	Р	50—65	—	Р	60	—
S. warnstorfii	Ч	40—80	1—10	Ч	30	1	Ч	70	0.5	—	—	—

Примечание. До 10 % — присутствие вида в виде примеси; более 10 % — большое покрытие. Обозначения встречаемости, как в табл. 1. Подчеркнут преобладающий вариант покрытия видом.

более распространены, как например *S. aongstroemii*, который является обычным только в тундровой зоне, а в лесной нами не был встречен. При определении видов мы отмечали специфичный северный облик некоторых сфагновых мхов: у *S. balticum* темно-грязно-желтая окраска растений, сближенные пучки коротких и направленных вверх ветвей; *S. nemoreum* — яркоокрашенный от красного до пурпурного, имеет короткие и густые ветви от прямостоячих до направленных вверх.

В результате геоботанических исследований в указанных районах (см. рисунок, табл. 2) мы пришли к заключению, что одна часть активных видов сфагновых мхов *S. angustifolium*, *S. balticum*, *S. fuscum*, *S. majus*, *S. riparium* дает большое покрытие не только в отдельных районах, но и по всей территории Кольского п-ова. В то время как другая часть активных видов, как правило, встречается не во всех районах — *S. compactum* (кроме № 2), *S. majus* (кроме № 4), *S. nemoreum* (кроме № 3), *S. papillosum* (кроме № 2 и 4), *S. subfulvum* (кроме № 2—4), *S. warnstorfii* (кроме № 4). С другой стороны, некоторые редкие виды, такие как *S. fallax*, *S. tenellum*, *S. girgensohnii*, *S. magellanicum*, продолжают создавать большое покрытие, тем самым сохраняя присущую им фитоценотическую позицию, но при этом сильно сокращают распространение по территории.

Выделяется группа видов сфагновых мхов (*S. subfulvum*, *S. platyphyllum*, *S. fimbriatum*), которые встречаются часто, но участвуют в фитоценозах как примеси; тем не менее они могут выполнять существенную индикаторную роль, свидетельствуя о богатстве минерального питания почв. Как видно из рисунка, из числа исследуемых нами районов наиболее богат видовым разнообразием сфагновых мхов южный район окрестностей р. Умбы (№ 1), где преобладающим типом болот являются мезоевтрофные аапа-болота (Салазкин, 1936). Здесь мы обнаружили 20 видов. Наиболее беден видами самый северный район Ловозера (№ 4), в котором господствуют олигомезотрофные крупнобугристые и грядово-мочажинные болота (Любимова, 1937), где встречено всего 12 видов. В районах р. Варзуги (№ 2) и оз. Имандра (№ 3) было отмечено по 19 видов.

В результате обследования болот лесной зоны Мурманской обл. выявлены и новые точки распространения разных видов сфагновых мхов; особенно редко встречаются *S. fallax*, *S. fimbriatum*, *S. teres*, *S. tenellum*, *S. centrale*, *S. girgensohnii*, *S. platyphyllum*, *S. contortum*, *S. cuspidatum*, *S. subsecundum*. Обнаружение новых точек сбора стало возможным в результате дополнительного обследования болот восточной части области.

При определении материала автор пользовался консультацией сотрудника БИНа Л. А. Волковой, за что приносит ей большую благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Боч М. С., *Кузьмина Е. О.* О сфагновых мхах Северо-Запада РСФСР. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1337—1346. — *Елина Г. А.*, *Кузнецов О. Л.*, *Максимов А. И.* Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с. — *Лопатин В. Д.* Экологические ряды растительности болот. — В кн.: Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983, с. 5—38. — *Любимова А. А.* Растительность и почвы побережья Ловозера (Кольский п-ов). — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника, вып. 2, 1937, с. 345—489. — *Раменская М. Я.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 214 с. — *Салазкин А. С.* Очерк растительности бассейна реки Умбы. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника, вып. 3, 1936, с. 69—140. — *Цинзерлинг Ю. Д.* Материалы по растительности Северо-Востока Кольского полуострова. — Тр. СОПС, сер. Кольск., 1935, вып. 10, с. 3—150. — *Шляков Р. Н.*, *Константинова Н. А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты: Кольский фил. АН СССР, 1982. 226 с. — *Daniels R. E.*, *Eddy A.* Handbook of European Sphagna. Dorset: ITE, 1985. 262 p. — *Isoviita P.* Studies on *Sphagnum* L. 2 Synopsis of the distribution in Finland and adjacent parts of Norway and the U.S.S.R. — An. Bot. Fennici, 1970, vol. 7, p. 157—162.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VII 1986.

УДК 581.524.3 : 630.181.41 Бот. журн., т. 72, № 10

Л. А. Пегов

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ДЕВСТВЕННЫХ ПЕРЕСТОЙНЫХ ДРЕВОСТОЕВ И ЭЛЕМЕНТЫ ЕЕ ДИНАМИКИ

L. A. P E G O V. HORIZONTAL STRUCTURE OF VERY OLD VIRGIN TREE-STANDS AND ELEMENTS OS ITS DYNAMICS

Анализ данных картирования постоянных пробных площадей, заложенных в девственных перестойных среднетаежных древостоях, коренных и производных, выявил, что наиболее распространенным в них является равномерный тип размещения деревьев. Упорядочение горизонтальной структуры происходит в результате самоизреживания. На этот постоянно действующий процесс накладываются вызванные ветром спорадические разрушения древостоя чаще всего с противоположным воздействием на горизонтальную структуру.

В познании законов развития лесных сообществ существенную роль играет изучение закономерностей пространственного размещения деревьев в древостое. Вопрос этот ненов, но интерес к нему не ослабевает. Мнение большинства исследователей горизонтальной структуры равнинных древостоев в обобщенном виде сводится к тому, что «случайный тип размещения в природе встречается не очень часто, наиболее распространенным типом является групповой... Регулярный тип рассматривается как вообще не характерный для естественных сообществ» (Выгодская, 1981: 87—88).

С другой стороны, еще Л. Г. Раменским (1938) было сформулировано положение о том, что групповое (зарослевое) сложение покрова свойственно пионерному ценозу. Для установившегося ценоза характерно равномерное (диффузное) сложение покрова. Проверка этого положения, точнее — второй его части, на примере девственных перестойных древостоев, которым, насколько можно судить, отказано в «праве» на равномерность горизонтальной структуры, является целью данной работы.

Материал и методика

Объектом исследования являются древостои лесного резервата «Вепсский лес», расположенного по лесоустройству 1983 г. на территории Курбинского лесничества на востоке Ленинградской области. «Вепсский лес» является эталонным участком средней тайги и служит объектом изучения естественных процессов в коренных лесах, главным образом ельниках, и их производных.

Все обследованные и закартированные древостои постоянных пробных площадей, характеристика которых приведена в табл. 1, представляют одну серию типов лесных биогеоценозов, а именно ельники чернично-майниковые на нормально дренированных почвах (Дыренков, Савицкий, 1981). С некоторыми допущениями это позволяет считать изученные древостои представляющими различные фазы вторичной послепожарной сукцессии в данных условиях местообитания.

Особый интерес представляет то обстоятельство, что леса резервата практически не испытали воздействия человека. Лишь в некоторых местах можно обнаружить следы приисковых рубок на сосну, относящихся к началу века (Дыренков, Федорчук, 1975). Только пожары в разное время нарушали ход естественного развития древостоев. Продолжительность беспожарного периода для рассматриваемых участков весьма значительна, как видно из возраста наиболее старых поколений. Такие древостои становятся все большей редкостью. Тем выше их ценность для определения тенденции развития лесных сообществ. Они представляют уникальную возможность заглянуть вперед на много десятилетий.

Картирование древостоя пробных площадей выполнялось в 1983 г. С нескольких опорных точек, число которых зависит от размеров пробы и густоты древостоя, буссолью замерялся азимут центров оснований учитываемых деревьев с одновременным определением расстояния до них. Угол фиксировался

ТАБЛИЦА 1

Характеристика постоянных пробных площадей

Номер / год закладки	Площадь, га	Серия типов лесных БГЦ, индекс местообитания по Федорчуку и др. (1978)	Класс бонитета	Состав и возраст древостоя по ярусам и элементам леса
5 / 1977	0.46	Ельник березняк чернично-майниковый, Д2	II	1-й ярус: 7.2 $Б_{140}$ 2.6 $Е_{140}$ 0.1 $Ос_{140}$ 0.1 $С_{180}$ 2-й ярус: 10.0 $Е_{120-140}$
100 / 1973	0.73	Ельник осинник чернично-майниковый, Д2	II	1-й ярус: 6.1 $Ос_{140}$ 2.4 $С_{180}$ 1.2 $Б_{110}$ 0.3 $Е_{200}$ 2-й ярус: 10.0 $Е_{120}$
8 / 1977	0.18	Ельник чернично-майниковый, Г2	III	1-й ярус: 9.8 $Е_{240}$ 0.2 $Ос_{100}$ 2-й ярус: 9.8 $Е_{100-120}$ 0.2 $Б_{80}$
10 / 1977	0.34	Ельник чернично-майниковый, П2	III	1-й ярус: 9.1 $Е_{200}$ 0.9 $Б_{100}$ + $Ос_{100}$ 2-й ярус: 10.0 $Е_{110}$

Примечание. Д2 — двучленные наносы, нормально дренированные; Г2 — суглинки, нормально дренированные; П2 — пески, нормально дренированные.

с точностью до 5 , расстояние — до 5 см. Опорные точки предварительно привязывались к углам пробы. В результате обработки, выполненной на ЭВМ, ею же были вычерчены карты древостоя пробных площадей и определены прямоугольные координаты каждого дерева, в том числе и погибших по тем или иным причинам после закладки проб.

Выполненное для проверки точности картирования сопоставление рассчитанных расстояний между деревьями с выборочно измеренными дало следующие результаты. В 56 % случаев расхождение не превышает 10 см, в 30 % оно составляет 10—20 см, а в 14 % — от 20 до 40 см. Большие расхождения имеют место исключительно в тех случаях, когда дерево, стоящее рядом с опорной точкой, мешает точному определению азимутов других деревьев, заслоняя их.

Выбор метода количественной оценки горизонтальной структуры древостоя основан на результатах выполненного B. Payanden (1970) сопоставления различных подходов. Наиболее предпочтительным оказался индекс, предложенный E. Pielou (1959). Он не только лучше других отражает особенности размещения деревьев, но и позволяет дать статистическую оценку значимости различий горизонтальной структуры в разные моменты времени или на разных пробных площадях. Замечания в адрес этого метода (Василевич, 1969) и дополнения (Mountford, 1961) не относятся к рассматриваемому нами случаю, когда густота обследуемого древостоя известна точно. Индекс Pielou удобен при выполнении расчетов на ЭВМ и имеет простую формулу вычисления:

$$\alpha_i = \pi \cdot \frac{D_i}{N} \cdot \sum_{n=1}^{N} r_{ni}^2.$$

Нас может интересовать размещение всех деревьев или какой-то их части по определенному признаку: принадлежность к той или иной породе, ярусу и т. д. В приведенной формуле i — индекс рассматриваемой совокупности деревьев, например елей второго яруса; D_i — их густота; n — порядковый номер точки с координатами, полученными при помощи генератора (таблица) случайных чисел; r_{ni} — расстояние от этой точки до ближайшего представителя i-й совокупности; N — число случайных точек.

Нулевой гипотезой является $\alpha_i \simeq 1$, или соответствие размещения случайному. Если $\alpha_i > A_1$ (p; N), то размещение групповое, в случае $\alpha_i < A_2$ (p; N) оно равномерное; если A_2 (p; N) $\leqslant \alpha_i \leqslant A_1$ (p; N), то — случайное. A_1 и A_2 — значения границ доверительного интервала, зависящие от уровня значимости p и числа испытаний N. Эти значения определяются (Pielou, 1959) по таблицам распределения χ^2.

Расчеты показали, что во всем диапазоне густот рассматриваемых совокупностей деревьев значения индекса Pielou стабилизируются при $N \geqslant 1500$.

ТАБЛИЦА 2

Характеристики размещения различных совокупностей деревьев в год закладки постоянных пробных площадей (числитель) и в 1983 г. (знаменатель)

Состав совокупности	Пробная площадь № 5			Пробная площадь № 100			Пробная площадь № 8			Пробная площадь № 10		
	Густота, шт/га	Характеристики размещения: индекс Pielou	тип	Густота, шт/га	Характеристики размещения: индекс Pielou	тип	Густота, шт/га	Характеристики размещения: индекс Pielou	тип	Густота, шт/га	Характеристики размещения: индекс Pielou	тип
Все деревья 1-го и 2-го ярусов	958/905	0.99/0.98	С/С	1096/868	0.96/0.92	С/Р	1400/1209	0.85/0.81	Р/Р	822/707	0.85/0.94 *	Р/Р
Деревья 1-го яруса	362/340	0.93/0.89	Р/Р	409/327	0.96/0.92	С/Р	348/337	0.88/1.02 *	Р/С	342/304	0.81/0.83	Р/Р
Деревья 2-го яруса	596/565	0.91/0.90	Р/Р	687/541	0.93/0.89	Р/Р	1052/872	0.86/0.83	Р/Р	480/404	0.97/1.16 *	С/Г
Светолюбивые породы 1-го яруса	301/279	0.97/1.06 *	С/Г	386/303	0.94/0.91	Р/Р	45/45	0.76/0.76	Р/Р	47/41	1.12/1.00 *	Г/С
Березы 1-го яруса	297/275	0.96/1.04 *	С/С	86/63	1.01/1.42 *	С/Г	17/17	—/—	—/—	44/38	1.16/1.14	Г/Г
Осины 1-го яруса	2/2	—/—	—/—	186/161	1.69/1.56	Г/Г	28/28	—/—	—/—	3/3	—/—	—/—
Сосны 1-го яруса	2/2	—/—	—/—	115/79	2.26/4.57 *	Г/Г	—/—	—/—	—/—	—/—	—/—	—/—
Ели 1-го яруса	61/61	1.11/1.11	Г/Г	23/23	0.96/0.96	С/С	304/292	0.93/1.04 *	Р/С	295/262	0.82/0.89 *	Р/Р
Ели 1-го и 2-го ярусов	650/619	0.84/0.83	Р/Р	702/564	0.91/0.88	Р/Р	1294/1136	0.83/0.81	Р/Р	761/657	0.87/1.08 *	Р/Г
Ели 2-го яруса	589/558	0.91/0.89	Р/Р	679/541	0.92/0.89	Р/Р	990/844	0.86/0.86	Р/Р	466/395	0.97/1.16 *	С/Г

Примечание. С — случайный, Г — групповой, Р — равномерный типы горизонтальной структуры; звездочка означает значимость различия величины индекса Pielou между числителем и знаменателем на уровне 1 %; если на пробной площади число деревьев рассматриваемой совокупности не превышало 5, характеристики размещения не определялись.

В табл. 2 приведены значения, полученные при $N = 2000$. Соответствующий тип размещения установлен для доверительного интервала 99 % на основании значений A_1 (0.99; 2000) = 1.05 и A_2 (0.99; 2000) = 0.95.

При обработке хранящегося в памяти ЭВМ плана древостоя нет возможности определить расстояние до ближайшего дерева изучаемой совокупности, если оно находится вне закартированной пробной площади. Поэтому при попадании случайной точки в полосу, примыкающую к границе пробы, возникает опасность получения смещенной оценки. Чтобы избежать этого, нужно ввести ограничение на область возможного появления случайных точек, сократив ее по отношению к размерам пробной площади на величину окаймляющей полосы определенной ширины. В наших расчетах эта ширина равна половине среднего расстояния между деревьями рассматриваемой совокупности.

Сопоставление пар значений индекса Pielou, характеризующих размещение деревьев той или иной совокупности, живых в момент закладки пробной площади и в момент картирования, дает возможность увидеть, насколько изменчива во времени горизонтальная структура.

При исследовании горизонтальной структуры древостоев учитывались только те деревья, диаметр которых на высоте груди превышал 6 см — наи-

более общепринятая в отечественной лесной таксации придержка. К разным ярусам относились, как правило, деревья с высотами, различающимися на 30 % и более.

Результаты и их обсуждение

Анализ значений индекса Pielou, содержащихся в трех верхних строках табл. 2, показывает, что в обследованных древостоях наиболее распространенным является равномерный тип размещения деревьев. Это относится как к горизонтальной структуре отдельных ярусов, так и всего древостоя.

Полученный результат как будто находится в противоречии с ранее цитированным заключением Н. Н. Выгодской (1981), но это противоречие кажущееся. Данные большинства опубликованных работ относятся к молоднякам и средневозрастным насаждениям (Злобин, 1972; Payandeh, 1974; Ипатов, Тархова, 1975; Askew, 1983, и др.), где преобладание группового типа размещения не вызывает возражений. С увеличением возраста древостоев отмечается тенденция к упорядочению их горизонтальной структуры (Ипатов, Тархова, 1975; Выгодская, 1981; Бузыкин и др., 1985), смещающая тип размещения к случайному.

Естественно предположить, что в перестойных древостоях следствием продолжающегося самоизреживания будет еще более упорядоченное, равномерное размещение деревьев. Это согласуется с упомянутыми ранее теоретическими положениями Раменского (1938), подтверждается данными В. Я. Грибанова (1984), полученными здесь результатами и, скорее, дополняет известные сведения о горизонтальной структуре древостоев, чем противоречит им.

В табл. 2, начиная с четвертой строки, содержится информация о размещении деревьев одной или нескольких пород, представляющих часть древостоя того или иного яруса. Тип размещения в этом случае может быть различным. Он определяется как особенностями естественного возобновления данной породы, так и другими факторами. На примере 1-го яруса древостоя пробной площади № 100 видно, что, хотя каждая из наиболее представленных пород имеет выраженное групповое размещение деревьев, в совокупности они составляют случайную, а в 1983 г. даже равномерную горизонтальную структуру. На это упорядочение структуры яруса не повлияло то, что неравномерность размещения берез и сосен в отдельности существенно увеличилась.

Упорядочение размещения деревьев является следствием ценотических процессов. Это отчетливо прослеживается в развитии горизонтальной структуры 2-го яруса. Она менее подвержена возмущениям факторов неценотического порядка, вызванным разрушительной деятельностью ветра, а конкуренция в подчиненном ярусе более выражена. Сравнение числителя и знаменателя соответствующей строки табл. 2 показывает, что на всех трех сохранивших репрезентативность пробных площадях [1] самоизреживание древостоя даже за короткий период привело к еще большему упорядочению и без того равномерного размещения деревьев 2-го яруса.

В верхнем ярусе производных древостоев пробных площадей № 5 и 100 преобладают мелколиственные породы. Если их гибель от старости произойдет без значительных разрушений нижнего, елового, яруса, то горизонтальная структура 1-го яруса образовавшегося коренного древостоя унаследует равномерное сложение. Возможность такого перехода подтверждается данными пробных площадей № 8 и 10, особенно относящимися к моменту их закладки. Равномерное размещение деревьев 1-го яруса накладывает отпечаток на формирование горизонтальной структуры елей следующего поколения.

Принадлежность к одной серии типов лесных биогеоценозов обусловливает то, что обследованные древостои представляют различные этапы послепожар-

---

[1] Изменения горизонтальной структуры, происшедшие на пробной площади № 10, расположенной у границы резервата, обусловлены тем, что в 50 м от нее в 1981 г. была проведена сплошная рубка. Послерубочный ветровал уже к 1983 г. частично повлиял на примыкающий к вырубке древостой, а в последующие годы привел к его катастрофическому разрушению. Поэтому соответствующие 1983 г. характеристики размещения деревьев этой пробной площади нельзя считать репрезентативными для девственных древостоев и естественных процессов.

ной сукцессии в конкретных условиях местообитания. Отмеченные ранее моменты в известной мере способствуют пониманию, если не закономерных, то возможных путей долговременного развития горизонтальной структуры. Наряду с вырабатыванием видового состава растительного сообщества идет формирование его пространственной структуры. Представляется оправданной параллель между климаксовым состоянием видового состава и равномерным размещением. Оба они являются результатом продолжительного естественного развития ценотических процессов.

На долговременный процесс упорядочения размещения деревьев в результате самоизреживания практически неизбежно накладывается неоднозначно влияющий на горизонтальную структуру древостоя верховой отпад. Наиболее обычным его проявлением бывает вывал или слом ветром отдельных деревьев, или их небольших групп. В пределах выдела или пробной площади эти спорадические разрушения могут вызвать значимые отклонения от выработанного размещения. Примером тому являются изменения, происшедшие на пробных площадях № 5 и 8. Возможность таких быстрых изменений следует иметь в виду при характеристике горизонтальной структуры древостоя в целом или его ярусов.

В заключение можно отметить, что в обследованных девственных, перестойных, среднетаежных древостоях чаще других встречается равномерный тип размещения деревьев. Это справедливо как для древостоев в целом, так и для выделенных ярусов. Выявленная равномерность горизонтальной структуры перестойных древостоев логически дополняет известные сведения о размещении деревьев в более молодых насаждениях. Равномерная горизонтальная структура древостоев является следствием значительной продолжительности (140 лет и более) периода естественного развития в отсутствии катастрофических разрушений. Регуляризация размещения деревьев является следствием ценотических процессов: внутри- и межвидовой конкуренции, самоизреживания. При долгопериодных сменах производных древостоев коренными переход к равномерному размещению деревьев будущего первого, елового, яруса отмечается еще под пологом мелколиственных пород. Разрушающая древостой деятельность ветра обычно приводит к нарушению установившегося размещения, смещая его в сторону группового.

ЛИТЕРАТУРА

Бузыкин А. И., Гавриков В. Л., Секретенко О. П., Хлебопрос Р. М. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 94 с. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 230 с. — *Выгодская Н. Н.* Радиационный режим и структура горных лесов. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 262 с. — *Грибанов В. Я.* Пространственная структура сосновых и лиственничных древостоев. — В кн.: Продуктивность лесных фитоценозов. Красноярск, 1984, с. 44—49. — *Дыренков С. А., Савицкий С. С.* Резерват «Вепсский лес». Методические указания и каталог важнейших объектов. Л.: ЛенНИИЛХ, 1981. 83 с. — *Дыренков С. А., Федорчук В. Н.* Лесная растительность заповедного участка «Вепсский лес» (восток Ленинградской области). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 424—431. — *Злобин Ю. А.* Численность и размещение подроста на площадях возобновления. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 6, с. 632—643. — *Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Количественный анализ ценотических эффектов в размещении деревьев по территории. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1237—1250. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Федорчук В. Н., Дыренков С. А., Мельницкая Г. Б.* и др. Определитель и схема типов леса Ленинградской области. Методические указания. Л., ЛенНИИЛХ, 1978. 51 с. — *Askew G. R.* Two methods for evaluating spatial pattern in naturally regenerated loblolly pine stands. — For. Sci., 1983, vol. 29, N 3, p. 514—518. — *Mountford M. D.* On E. C. Pielou's index of non-randomness. — J. Ecol., 1961, vol. 49, N 2, p. 271—276. — *Payandeh B.* Comparison of methods for assessing spatial distribution of trees. — For. Sci., 1970, vol. 16, N 3, p. 312—317. — *Payandeh B.* Spatial pattern of trees in the major forest types of Northern Ontario. — Can. J. For. Res., 1974, vol. 4, N 1, p. 8—14. — *Pielou E. C.* The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. — J. Ecol., 1959, vol. 47, N 3, p. 607—613.

Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства.

Получено 20 I 1987.

УДК 581.55 : 582.998 (235.211) Бот. журн. т. 72, № 10

А. Халимов

КОЛЮЧЕТРАВНЫЕ СООБЩЕСТВА *COUSINIA STEPHONOPHORA* И *C. PANNOSA* В ПРИДАРВАЗЬИ И ЗАПАДНОМ ДАРВАЗЕ

A. KHALIMOV. THE THORNY GRASS COMMUNITIES OF *COUSINIA STEPHANOPHORA* AND *C. PANNOSA* IN THE NEAR-DARVAZ AND IN THE WESTERN DARVAZ

Приводятся сведения о фитоценотических особенностях высокогорных формаций — кузинии венценосной и кузинии лохматой, образующих колючетравный пояс в высокогорной части Придарвазья и Западного Дарваза.

Вся высокогорная часть Придарвазья и Западного Дарваза в бассейнах рек Яхсу, Оби-Ниоу, где расположены основные летние пастбища Кулябской обл. (на высоте от 2800—3000 до 3800—4000 м над ур. м. и более), занята широкой полосой травянистых фитоценозов.

Наиболее распространенными группировками растительного покрова высокогорий этого региона являются сообщества крупнотравных полусаванн (*Prangos pabularia*, виды рода *Ferula*), высокотравья (с господством *Polygonum coriarium*, редко *Rumex paulsenianus*), степей (*Festuca valesiaca*, *Artemisia persica*, *A. lehmanniana*), трагакантников (*Cousinia stephanophora*, *C. pannosa*), а по верхним границам растительности — криомезофильных травяных ковров и подушечников (*Puccinellia subspicata*, *Oxytropis savellanica*) и др. Вышеперечисленные группировки характерны для большей части Гиссаро-Дарваза, где расположен район наших исследований. Среди ведущих группировок в сложении растительного покрова исследуемого района особую роль играют группировки флороценотипа трагакантников — формации мезотермных и олиготермных колючих мезоксерофильных и гелиофильных кустарников, полукустарников и груботравья (Камелин, 1979), в том числе подтипа колючетравников.

Большинство группировок, образуемых трагакантовыми видами, получают господствующее положение непосредственно выше границы древесно-кустарниковой растительности. Таковы в нашем районе фитоценозы *Astragalus nigrocalyx*, *A. lasiosemius*, *Onobrychis echiana*, *Arenaria griffithii*, *Scorzonera acanthoclada*, распространение которых не столь широко, и фитоценозы, образованные видами рода *Cousinia*, в настоящее время широко распространенные и даже господствующие в растительности высокогорий этого региона.

Территория, занятая сообществами видов рода *Cousinia*, — субальпийский и отчасти альпийский пояса высокогорий по сравнению со среднегорьем отличается менее резкими очертаниями рельефа, большей распространенностью мелкоземистых участков. Лишь на высоте свыше 3800—4000 м над ур. м., где начинается нивальный пояс, мягкий рельеф снова приобретает резкие очертания. Здесь обнаруживаются плотные горные породы (главным образом известняки) и широкое распространение имеют осыпи и россыпи, на которых произрастают единичные особи растений.

Климат высокогорий района исследований к настоящему времени остается малоизученным. На основании данных близлежащей метеостанции «Хобурабад», расположенной на высоте 3347 м над ур. м., можно предполагать, что среднегодовая температура и в нашем районе отрицательная. В Хобурабаде она составляет —1.2° (Агроклиматические ресурсы. . ., 1976). Количество осадков в Хобурабаде — около 700 мм, тогда как в поясе древесно-кустарниковой растительности нашего района эта величина превышает 1000—1200 мм (метеопост Шугноу). В связи с западным перехватом влажных ветров можно предполагать, что высокогорья нашего района более влажны. Снежный покров здесь держится несколько месяцев, достигая при этом значительной мощности.

Характерными почвами высокогорий являются высокогорные лугово-степные типичные, лугово-степные темноцветные и степные почвы (Кутеминский, Леонтьева, 1966). Почвы, развитые под сообществами кузиниевых формаций, относятся к типу высокогорных лугово-степных, а по механическому

составу они преимущественно щебенисто-каменистые с суглинистым мелкоземом.

Колючетравную растительность относят к разным типам растительности. П. Н. Овчинников (1947, 1948, 1957), Р. В. Камелин (1979) относят ее к флороценотипу трагакантников, К. В. Станюкович (1960) — к колючетравникам, А. И. Толмачев (1949), Н. И. Рубцов (1956), Е. П. Коровин (1961), О. Е. Агаханянц и Х. Ю. Юсуфбеков (1975) — к нагорным ксерофитам. В целом трагакантники (и колючетравники) для высокогорий Таджикистана являются весьма характерными. Общая площадь, занимаемая ими, достигает 400 тыс. га (Овчинников, Сидоренко, 1977). Станюкович и др. (1972) для высокогорий республики указывают 16 формаций с доминированием видов рода кузинии. Мы следуем точке зрения Овчинникова и Камелина и относим их к флороценотипу трагакантников (и подтипу колючетравников).

Род *Cousinia* в высокогорьях района исследования представлен несколькими видами — *Cousinia alpina*, *C. outichaschensis*, *C. trachyphylla*, *C. stephanophora*, *C. pannosa*. Три первых вида редко образуют самостоятельные ценозы и в большинстве случаев встречаются в виде примесей в степных, высокотравных, полусаванновых и трагакантовых группировках. Что касается двух последних, то они образуют самостоятельные полосы и имеют ландшафтное значение в растительном покрове высокогорий.

Кузиния венценосная (*Cousinia stephanophora* C. Winkl) — травянистый многолетник высотой 20—25 см, является эндемиком Памиро-Алая. Распространение этого вида ограничено хребтами Вахшским, Дарвазским, Петра I, Заалайским и Алайским. Небольшими фрагментами вид встречается на хр. Сурхо, в восточной части Гиссарского хребта и верховьях р. Ягноб (Гончаров, 1936; Станюкович, 1960; Акульшина, Саидов, 1972). В более западных районах на сходных местообитаниях этот вид замещается *Cousinia splendida* C. Winkl. Фитоценозы кузинии венценосной достигают наибольшего развития на высоте 3000—3300 м над ур. м., образуя явно выраженный пояс. Местами они спускаются до высоты 2800—2700 м над ур. м. в пояс разнотравных степей и крупнотравных полусаванн, занимая при этом все локальные участки на северных склонах в местах большего накопления снега или увлажненных местообитаниях. Выше по высотному профилю по подветренным южным экспозициям и более теплым седловинам в поясе криофильной растительности фитоценозы поднимаются на высоту до 3500—3600 м над ур. м.

На высотах, где фитоценозы кузинии венценосной играют особо важную роль в районе почти строгой приуроченности их к склонам, определенной экспозиции не наблюдается. Они не встречаются только в местообитаниях с избыточным увлажнением или с постоянными водотоками. Наибольшие площади, занятые фитоценозами кузинии венценосной, приходятся на мелкоземлистые склоны средней крутизны с глубокими хорошо развитыми почвами. Часто она встречается и на смытых щебнистых склонах, образуя сообщество с колючим кустарничком *Astragalus nigrocalyx* и другими трагакантовыми и степными видами.

Фитоценотические особенности. Некоторые сведения о фитоценотических особенностях кузинии венценосной содержатся в работе Н. Ф. Гончарова (1936). Им описаны сообщества этого вида на хребтах Хазретишо (т. е. в нашем районе), Вахшском и на северном склоне Дарвазского хребта. Для этого региона он выделяет 7 группировок с доминированием кузинии венценосной: разнотравно-астрагаловая, разнотравно-астрагаловая с участием лисохвоста, мятликовая, костровая, ломкоколосниковая, астрагаловая и лисохвостная. Также он приводит сводный список флоры разнотравно-астрагаловых и разнотравно-астрагаловых кузиниевых группировок с участием лисохвоста, включающий 70 видов. Отмечается проникновение кузинии венценосной в верхнюю полосу пояса древесно-кустарниковой растительности — в сообществах *Rosa lutea* (*Rosa divina*). К. С. Афанасьев (1940), изучая растительный покров Центрального Таджикистана (районы Гармский, Рамитский и Тавильдаринский), указывает на широкое распространение кузинии венценосной в субальпийском поясе и выделяет 2 группировки с ее господством. Одна из них имеет распространение на мелкоземистых почвах и преимуще-

ственно на склонах северной экспозиции и характеризуется наличием в травостое мезофитных субальпийцев — лисохвоста (*Alopecurus seravschanicus*) и стахиопсиса. Другая развита на более каменистых сухих южных склонах, в ней преобладают ксерофитные субальпийцы, в травостое также обильно встречается костер — *Bromopsis* (*Zerna*) *turkestanicus*. Фитоценозы кузинии венценосной подробно были изучены Н. П. Акульшиной и С. Саидовым (1972) на южном склоне Дарвазского хребта. Для этого региона на основе структурно-экологического анализа травостоя сообществ они выделяют 5 подформаций формации *Cousinia stephanophora* (степная, эфемероидно-высокотравная, колюче-подушечная, луговая и криофильно-разнотравная). Овчинников и Т. Г. Сидоренко (1977), характеризуя колючетравные летние пастбища Таджикистана, приводят несколько вариантов пастбищ (остепененные, полусаванновые, луговые) и подробно описывают некоторые широко распространенные ассоциации с преобладанием кузинии венценосной. А. Г. Чукавина (1985) выделяет пояс колючетравников для северного склона хр. Сурхо, ведущей формацией которого являются венценоснокузинники.

Из анализа литературных источников явствует, что фитоценозы кузинии венценосной занимают широкий диапазон высот и местообитаний и легко занимают первичные субстраты (осыпи, россыпи). Благодаря своей пластичности и малой требовательности к почвенным и климатическим условиям этот вид встречается на различных экспозициях склонов, образует самостоятельные сообщества или проникает в различные фитоценозы других типов растительности, тем самым проявляя себя активным видом в данных поясах и прогрессирующим эдификатором сообществ субальпийского пояса.

В силу неоднородности местообитаний, обусловленной прежде всего особенностями рельефа, флористический состав сообществ кузинии венценосной богат, а образуемые ценозы разнообразны. В сообществах кузинии венценосной в исследуемом районе встречаются более 135 видов сосудистых растений (с учетом работы Гончарова, 1936). Девять из них встречаются более чем в половине наших описаний — *Polygonum coriarium*, *Alopecurus seravschanicus*, *Festuca valesiaca*, *Erigeron cabulicus*, *Eremurus stenophylus*, *Scorzonera acanthoclada*. Три первых вида Гончаровым и Афанасьевым использовались для выделения ассоциаций и более крупных синтаксонов. По всей вероятности, причиной частой встречаемости некоторых видов — *Eremurus stenophylus*, *Astragalus nigrocalyx* (непоедаемые) и *Adonis turcestanica*, *Euphorbia seravschanica* (ядовитые) — в сообществах кузинии венценосной (и в целом в сообществах субальпийского и альпийского поясов растительности нашего района) является чрезмерная пастьба. Из остальных видов 42 встречаются в 4—9 описаниях; 35 — в 2—3 и 48 видов отмечены лишь в одном описании. На верхней границе распространения кузинии венценосной в Придарвазьи и Западном Дарвазе в ее сообщества проникают психрофильные виды, свойственные фитоценозам криофильно-пустошной растительности: *Piptatherum alpestre*, *Draba olgae*, *Crepis multicaulis*, *Potentilla seriaca*, *Myosotis suaveolens*, *Astragalus alaicus*, *Delphinium oreophilum*, *Polygonium biaristatum*, *Macrotomia euchroma* и др.

Учитывая доминанты основных ярусов и дифференциальные виды, выделенные на основе анализа флористического состава из сводной таблицы, обобщенной на основе 20 описаний, нами выделены 4 ассоциации венценоснокузинников.

При оценке обилия видов наряду с девятибалльной шкалой Друде нами учтена численность особей на пробной площади: un — 1 на площади размером свыше 1000 м² и sol — 1—3, sp_1 — 5—7, sp_2 — 8—12, sp_3 — 15—20, cop_1 — 35—50, cop_2 — около 100, cop_3 — 200—300, soc — 500 и более на площади размером 100 м².

Величина пробных площадей колеблется от 500 до 1500 м² (по границам фитоценозов). Ярусы в сообществах мы понимаем в традициях школы таджикских геоботаников, т. е. как подъярусы в большинстве других школ.

1. Тороновый кузинник. Эта ассоциация встречается на высоте 2800—3300 м над ур. м. и является одной из наиболее распространенных ассоциаций кузиниевой формации. Занимает склоны различных направлений (15—45°) с мелкоземистой почвой. Сюда относятся сообщества кузинии венценосной

и обильного мезофильного высокотравья. Общее покрытие растений колеблется от 65 до 80 %. Первый ярус (60—70 см выс.) обычно образует высокотравье. Доминантом яруса является *Polygonum coriarium* (sp_1—sp_3, высота генеративных побегов превышает 120 см), к нему присоединяются *Ligularia thomosonii* и *Rumex paulsenianus*. Второй ярус (25—30 см выс.) образуют *Cousinia stephanophora* (sp_2—cop_1, покрытие 35—50 %), *Asyneuma trautvetteri*, *Euphorbia transoxana*, *Paeonia intermedia*, *Anemone protracta*. В третьем ярусе (20—25 см выс.) обычны *Geranium himalayense*, *G. collinum*, *Lindelofia olgae*, *Scorzonera acanthoclada*. Редко к ним примешивается *Ligularia alpigena*. Четвертый ярус (5—8 см выс.) образуют *Lagotis korolkovii*, *Vernica biloba*, *Polygonum paronichioides*. Топографически эти сообщества кузинии на склонах часто совмещаются со степными сообществами. Дифференциальными видами ассоциации являются *Nepeta podostachys*, *Paeonia intermedia*. На пробной площадке насчитывается от 15 до 27 видов.

2. Лисохвостово-кузиниевая ассоциация. Эти сообщества кузинии венценосной развиты на высоте 2850—3200 м над ур. м. Основные местообитания ассоциаций связаны с более благоприятными условиями увлажнения, обусловленными положением в рельефе. Фитоценозы встречаются большей частью на выровненных площадках, легких впадинах и склонах или у их оснований, где имеется повышенное почвенное увлажнение. Благодаря последнему их травяной покров насыщен мезофильными видами и достигает большой густоты (70—90 %). Первый ярус (60—70 см выс.) образует *Alopecurus seravschanicus* (sp_1—sp_3). Часто к нему присоединяются *Regneria chimganica*, *Rumex paulsenianus*. *Ligularia thomsonii*. Кроме господствующего эдификатора *Cousinia stephanophora* (sp_2—cop_1, покрытие 40—45 %), во втором ярусе (35—45 см выс.) обычны *Geranium collinim*, *Senecio korshuinskyi*. Третий ярус (15—20 см выс.) образуют *Geranium himalayense*, *Erigeron cabulicus*, *Allium darvasicum*. В четвертом ярусе (7—10 см выс.) преобладают низкие травы: *Gagea vegeta*, *Veronica cardiocarpa*, *Astragalus pauperiformis*. Дифференциальные виды: *Polygonum bistorta* (=*P. nitens*), *Roegneria tschimganica*. На пробной площадке насчитывается от 17 до 25 видов.

3. Типчаково-кузиниевая ассоциация с тороном. Встречается на высоте 2800—3100 м над ур. м., занимая склоны различных направлений и небольшой крутизны (15—35°) с мелкоземистой и мелкоземисто-щебнистой почвами. Чаще встречается на нижней полосе субальпийского пояса. Здесь в сложении кузиниевой формации наряду с типчаком постоянно участвует *Polygonum coriarium*. Общее проективное покрытие составляет 65—70 %. Верхний ярус, образованный *Polygonum coriarium* и генеративными побегами *Cousinia stephanophora*, не всегда четко выражен. Во втором ярусе (до 55 см выс.) встречаются *Adonis turcestanica* (sol—sp_1), *Rumex paulsenianus* (sol—sp_1). В третьем ярусе наряду с основной массой листьев господствующей кузинии — *Cousinia stephanophora* (sp_2—cop_1, покрытие 45—50 %) — встречаются *Festuca valesiaca* (sp_1—sp_3), *Cousinia alpina*, *Piptatherum laterale*, *Hypericum perforatum*. В нижнем ярусе (5—7 см выс.) господствуют *Veronica cardiocarpa*, *Lagotis korolkovii* и низкий розеточный астрагал — *Astragalus pauperiformis*. Дифференциальным видом является *Laphanthus lipskianus*. На пробной площади насчитывается от 15 до 30 видов.

4. Астрагаловый кузинник. Ассоциация занимает крутые (35—50°) северные и близкие по экспозиции склоны с мелкоземисто-щебнистой и каменистой почвой. Характерной чертой этой ассоциации является наличие в ней низкорослого колючего астрагала — *Astragalus nigrocalyx*. Травяной покров несколько разрежен. Покрытие растительности составляет в среднем 35—40 %. Первый ярус (покрытие 25—30 % и 40—45 см выс.) образует *Cousinia stephanophora* (sp_1—sp_3), к которой примешиваются *Cousinia alpina*, *Rumex paulsenianus*, *Artemisia persica*, *Festuca valesiaca*. Второй ярус (15—20 см выс.) с незначительным участием *Arenaria griffithii*, *Nepeta padostachys*, *Poa zaprjagaevii* слагает *Astragalus nigrocalyx* (sol—sp_2). Третий разреженный ярус (до 10—12 см выс.) образуют *Geranium himalayense* и *Erigeron cabulicus*. Помимо основных видов, в этих сообществах значительно участие степных злаков (*Regneria chimganica*, *Poa relaxa*, *Piptatherum laterale*), сохранившихся между ко-

лючими веточками астрагала. Дифференциальный вид — *Bunium kuhitangii*. На пробной площади насчитывается от 15 до 27 видов. По высотному профилю фитоценозы кузинии венценосной замещаются сообществами кузинии лохматой.

Кузиния лохматая (*Cousinia pannosa* C. Winkl). Травянистый многолетник (20—60 см выс.) — эндем Афганистана и Памиро-Алая. Ее Памиро-Алайский ареал охватывает южные склоны Рушанского и Язгулемского хребтов, хр. Петра I, южные склоны Алайского и западную часть Заалайского хребтов, Дарвазский хребет и его юго-западные отроги. Небольшое распространение имеет и на Гиссарском хребте, где на западе достигает бассейна р. Варзоб (Гончаров, 1936; Акульшина, Саидов, 1970; Агаханянц, Юсуфбеков, 1975). В более западных районах этот вид замещается *Cousinia franschetii* C. Winkl.

Кузиния лохматая образует пояс на высоте 3400—3800 (3900) м над ур. м., причем на верхней границе альпийской зоны исключительное преобладание получают ее группировки, которые являются одной из ведущих формаций растительного покрова. По северным холодным склонам они спускаются на высоту 3100 м над ур. м. Местопроизрастания этой кузинии приурочены к северным и близким к ним экспозициям различной крутизны с мелкоземисто-щебнистыми, щебнисто-мелкоземистыми и каменистыми почвами. Лохматая кузиния, как и большинство хионофильных видов альпийского пояса (*Ranunculus turcestanicus*, *R. alajensis*, *Puccinellia subspicata*, *Oxyria digina* и др.), предпочитает участки склонов, покрываемых снеговым покровом большой мощности. Основные ее сомкнутые группировки приходятся на достаточно увлажненные участки склонов небольшой крутизны. На верхних границах распространения на высоте 3800—3900 м над ур. м. она образует несомкнутые сообщества на осыпях, россыпях и участках освобождающихся от долго сохраняющихся снегов (снежников).

Фитоценотические особенности. Первые сведения о фитоценотических особенностях кузинии лохматой мы находим в работе Гончарова (1936). Он описывает фитоценозы с господством этой кузинии на северном склоне Дарвазского хребта и его юго-западных отрогах. Им выделено несколько ассоциаций с доминированием кузинии лохматой: Cousinia pannosa — Festuca valesiaca, Cousinia pannosa — Puccinellia subspicata, Cousinia pannosa — Poa bucharica. По преобладанию тех или иных субдоминантов первая ассоциация — степная, вторая — криомезофильная (пустошная) и последняя — лугостепная. Кроме них, он упоминает и группировки этой кузинии с участием *Astragalus nigrocalyx*. Агаханянц и Юсуфбеков (1975) указывают на степные и криофильные варианты формации кузинии лохматой на южных склонах Шахдарьинского и Язгулемского хребтов. Акульшина и Саидов (1970) описали формацию этой кузинии на Дарвазе, где выделили 5 структурно-экологических подформаций (луговую, криофильно-луговую, колючеподушечную, пустошную и степную) и приводят список флоры формации, состоящей из 95 видов. Овчинников и Сидоренко (1977), характеризуя растительность естественных кормовых угодий Таджикистана, выделяют 2 наиболее распространенных варианта пастбищ с господством кузинии лохматой — криофильно-луговые и остепненные.

Разнородность экологических условий, в которых встречается сообщество кузинии лохматой в районе исследований, отчетливо проявляется в разнообразии состава ассоциаций. Так, для верхней границы распространения ее сообществ характерно присутствие пустошных и криофильных видов (*Puccinellia subspicata*, *Oxytropis inermis*, *Poa alpina*, *Potentilla flabelata*, *Draba olgae*, *Lindelophia o gae*, *Erigeron cabulicus* и др.). Внизу они обогащены степными элементами (*Nepeta podostachys*, *Festuca valesiaca*) и собственно трагакантовыми видами (*Astragalus nigrocalyx*, *Cousinia stephanophora*, *Arenaria griffithii*, *Scorzonera acanthoclada*). Частыми спутниками лохматокузиниевых сообществ являются *Androsace darvasica*, *Erigeron cabulicus*, *Astragalus pauperiformis*, *Puccinellia subspicata*, *Geranium himalayense*, *Asyneuma trautvetterii*, *Silene apiculata* и др.

На основе табличной обработки 11 описаний мы выделили 3 ассоциации лохматокузинников. Все они встречаются на северных и близких к ним экспозициях склонов.

1. Бескильницево-лохматокузиниевая ассоциация. Сообщества распространены на высоте 3300—3800 м над ур. м., занимают склоны крутизной 15—40° с развитой и иногда щебнистой почвой. Участки ассоциации развиваются на увлажненных местообитаниях, что связано с поздним таянием снежного покрова, или увлажняемых талыми водами, поэтому в какой-то мере приспособились к условиям холодного и короткого вегетационного периода. Ассоциация распространена широко и является одной из основных ассоциаций колючетравного пояса, образованного кузинией лохматой. Проективное покрытие травостоя почвой составляет 60—70 %. Первый ярус (30—35 см выс., покрытие 35—40 %) образует *Cousinia pannosa* (sp_2—cop_1). Во втором ярусе (15—17 см выс.) часто встречаются *Erigeron cabulicus* и *Poa alpina*. Нижний ярус (5—8 см выс.) слагают дерновинный злак *Puccinella subspicata* (sp_2) и криофильный подушечник *Oxytropis savellianica* (sp_2). К ним присоединяются розеточные травы *Lagotis korolkovii* и *Astragalus pauperiformis*. В небольшом количестве, но постоянно в этом ярусе встречается *Androsace darvasica*. Дифференциальными видами являются *Ranunculus rubrocalux* и *Chorispora elegans*. На пробной площади насчитывается 15—17 видов.

2. Котовниково-кузиниевая ассоциация. Встречается изредка на высоте 3300—3500 м над ур. м. небольшими участками на дне склонов (падением 7—10°) или выровненных площадках с достаточно влажной мелкоземисто-щебнистой и каменистой почвой; общее покрытие растительности составляет 40—50 %. Травяной покров трехярусен. Верхний ярус (45—50 см выс.) образует *Nepeta tyttantha* (sp_2). Во втором ярусе (40—45 см выс., покрытие 30—35 %) господство принадлежит эдификатору *Cousinia pannosa* (sp_1—sp_3). Нижний ярус (до 10 см выс.) образуют стелющий астрагал — *Astragalus pauperiformis*, *Oxyria digina* и *Androsace darvasica*. Увлажненность почвы от близкорасположенных грунтовых вод обусловила развитие луговых и высокотравных элементов: *Alopecurus seravschanicus*, *Barbarea minor*, *Polygonum coriarium*. Дифференциальный вид — *Carex stenophylloides*. На пробной площади отмечено 11—17 видов.

3. Астрагалово-кузиниевая ассоциация. Ассоциация отмечена на верхних границах распространения кузинии лохматой (3500—3800 м). В противоположность предыдущей ассоциации, занимающей относительно ровные участки, эти кузинники располагаются на склонах крутизной 25—30° с более или менее развитой почвой. Общее покрытие растительности составляет 60—80 %. Первый ярус (35—45 см выс., покрытие 40—50 %) образует *Cousinia pannosa* (sp_2—cop_1). Во втором ярусе (15—20 см выс.) господство принадлежит криофильным видам *Lindelofia olgae* (sp_1), *Erigeron cabulicus* (sp_2—cop_2gr), *Draba olgae* (sp_1). Третий ярус (до 10 см выс.) слагает бесстебельный астрагал *Astragalus apiculatus* (cop_2), к которому присоединяются *Parnassia laxmanii*, *Androsace darvasica*. Дифференциальные виды: *Silene apiculata*, *Poa bucharica*. На пробной площади насчитывается 12—17 видов.

Первая ассоциация отмечена Акульшиной и Саидовым (1970) для Центрального Дарваза (криофильная группа ассоциаций), двух других ассоциаций у них нет. В 20 группах ассоциаций, выделенных ими для Центрального Дарваза, они указывают 95 видов, а в 3 ассоциациях, выделенных нами, насчитывается 72 вида. Из них 44 вида общие для обоих районов. Мы можем с уверенностью утверждать, таким образом, что количество синтаксонов в классификационной схеме Акульшиной и Саидовым завышено. Всего в сообществах кузинии лохматой и венценосной в районе исследования насчитывается 166 видов. Из них 41 вид общий для фитоценозов обеих формаций. Нижние границы сообществ кузинии лохматой и верхние границы сообществ кузинии венценосной фактически совмещены из-за наличия общих видов. Многие из числа последних поднимаются выше по высотному профилю и проникают в глубь сообществ кузинии лохматой. Что касается кузинии венценосной, то она встречается единично в нижних границах распространения фитоценозов кузинии лохматой и выше полностью замещается последней. Видимо, различие в биологии эдификаторов определяет здесь замещение и самих эдификаторов сообществ формаций. Различия эти таковы: во-первых, климат альпийского пояса гор по сравнению с субальпийским является более суровым и здесь имеет место короткий вегетационный период, во время которого кузиния венценосная

не может накапливать достаточное количество питательных веществ, и, во-вторых, из-за воздействия низких температур альпийского пояса возможно замерзание почек возобновления этого вида.

Территория, занятая кузиниевыми формациями, используется в качестве летних пастбищ, хотя и низкого качества. Подавляющее большинство видов трагакантников, в том числе кузиния венценосная и кузиния лохматая, относятся к числу непоедаемых или плохо поедаемых видов. Это, с одной стороны, способствует сохранности и увеличению численности особей кузинии, с другой — является основой для их проникновения в сообщества других соседних фитоценозов.

Таким образом, кузиния венценосная и кузиния лохматая имеют большую амплитуду вертикального распространения и в пределах этого экологического диапазона, произрастая рядом и контактируя с различными доминантами растительного покрова высокогорья, проникают в их сообщества и под воздействием антропогенного (зоогенного) фактора в дальнейшем являются причиной смены их основных доминантов.

ЛИТЕРАТУРА

Агаханянц О. Е., Юсуфбеков Х. Ю. Растительность Западного Памира и опыт ее реконструкции. Душанбе: Дониш, 1975. 310 с. — *Агроклиматические* ресурсы Таджикской ССР. Ч. I. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 216 с. — *Акульшина Н. П., Саидов С.* Некоторые фитоценотические и флористические особенности формации *Cousinia pannosa* C. Winkl на Дарвазе. — Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1970, № 1, с. 66—69. — *Акульшина Н. П., Саидов С.* К фитоценологической характеристике формации кузинии увенчанной (*Cousinia stephanophora* C. Winkl) на Дарвазе. — Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1972, № 4, с. 55—60. — *Афанасьев К. С.* Очерк растительности Гармского и смежных частей Рамитского Комсомолабадского и Тавильдаринского районов Таджикистана. — Тр. Тадж. базы АН СССР. Т. 8. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 163—217. — *Гончаров Н. Ф.* Очерк растительности Центрального Таджикистана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 236 с. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Ботанико-географический анализ (Комаровские чтения, XXXI). Л.: Наука, 1979. 117 с. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Т. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961. 452 с. — *Кутеминский В. Я., Леонтьева Р. С.* Почвы Таджикистана. Условия почвообразования и география почв. Вып. 1. Душанбе: Ирфон, 1966. 223 с. — *Овчинников П. Н.* О принципах классификации растительности. — В кн.: Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 1947, вып. 2, с. 18—23. — *Овчинников П. Н.* О главнейших типах растительности Таджикистана. — В кн.: Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 1948, вып. 2, с. 27—29. — *Овчинников П. Н.* Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана. — В кн.: Флора ТаджССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 9—20. — *Овчинников П. Н., Сидоренко Г. Т.* Колючетравные (трагакантовые) летние пастбища. — В кн.: Пастбища и сенокосы Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1977, с. 149—166. — *Рубцов Н. П.* Ксерофитные редколесья, нагорные ксерофиты и субтропические степи. — В кн.: Растительный покров СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 573—594. — *Станюкович К. В.* Растительность высокогорий СССР. Т. 1. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1960, с. 1—169. — *Станюкович К. В., Еремина Н. К., Станюкович М. Б.* Новые данные о колючетравьях Таджикистана. — Докл. АН ТаджССР, 1972, т. 15, № 5, с. 52—65. — *Толмачев А. И.* Наблюдения над *Cousinia fedtschenkoana* C. Winkl и некоторые вопросы генезиса нагорно-ксерофитной растительности Средней Азии. — Бот. журн., 1949, т. 34, № 1, с. 34—50. — *Чукавина А. Г.* Основные черты структуры растительного покрова хребта Сурхо (Центральный Таджикистан). — Изв. АН ТаджССР. Отд-ние биол. наук, 1985, № 2, с. 19—24.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 II 1987.

УДК 581.524.44 (234.421.1) Бот. журн., т. 72, № 10

Г. Г. Жиляев, И. В. Царик

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ АВТОТРОФНОГО БЛОКА PICEETUM MYRTILLOSUM В КАРПАТАХ

G. G. ZHILYAEV, I. V. TZARIK. POPULATION DYNAMICS IN AUTOTROPHIC BLOCK OF PICEETUM MYRTILLOSUM IN THE CARPATHIANS

Методом многолетнего крупномасштабного картирования исследованы динамические процессы в популяциях автотрофного блока биогеоценоза ельника черничного в Карпатах. В нем выделены устойчивые к естественным колебаниям экзо- и эндогенных факторов популяции видов, образующих флористическое ядро. Популяции второстепенных видов испытывают дополнительные воздействия со стороны первых видов. Поэтому варьирование их параметров — следствие более сложных опосредственных взаимодействий. Резкие, аномальные метеовоздействия изменяют характер возобновления и сказываются главным образом на численности особей пред- и постгенеративных групп. В силу этого они могут иметь решающее значение для инвазионных и регрессивных популяций. Популяциям нормального типа свойственны лишь незначительные обратимые изменения. В отличие от антропогенных колебания естественных экзо-, эндогенных факторов в режиме заповедания не могут вызвать необратимых нарушений автотрофного блока ельника черничного. Флуктуационный тип динамики, преобладающий в этом случае, способствует оптимизации сообщества по составу и структуре.

Автотрофный блок как главная продуцирующая и территориально ограничивающая подсистема биогеоценоза обладает специфическими чертами функционирования и динамики. В работах последних лет установлено, что динамические процессы в автотрофных блоках определяются особенностями временных изменений их элементов — популяций (Куркин, 1976; Работнов, 1978; Жукова, Заугольнова, 1985; Knapp, 1974). Исследования принципов организации автотрофных блоков биогеоценозов и перестроек при естественных и антропогенных воздействиях создают предпосылки обоснования прогноза их развития и эволюции.

Методика работы

Работа выполнена в 1983—1985 гг. на базе биологического стационара Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР в Карпатах. Ставилась цель — изучить пространственно-временную динамику популяций автотрофного блока (ценопопуляций) первичного биогеоценоза ельника черничного Piceetum myrtillosum. Сообщества ельника черничного расположены по склону северной экспозиции горы Пожижевской (1340 м над ур. м.) территории Карпатского национального природного парка, на верхней границе они контактируют с субальпийскими лугами. Возраст древостоя 130—140 лет, средняя высота деревьев 26.2 м, средний диаметр стволов — 32.7 см, бонитет II. Сомкнутость древостоя 0.8. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*, *Soldanella hungarica.* Моховый покров образован преимущественно *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* Hedw. В результате инвазии в составе сообщества, кроме типичных лесных, встречается целый ряд альпийских и арктоальпийских элементов высокогорной флоры (Малиновский, 1980). Представлялось интересным на фоне стабильной эдификаторной популяции ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. проследить взаимоотношения коренных и вторичных видов и динамические тенденции, влияющие на структурно-функциональную организацию травяно-кустарничковой части автотрофного блока.

Основой работы послужила идея популяционного анализа, выдвинутая Т. А. Работновым (1945, 1950). Исследования проведены на ленточном трансекте площадью 50 м^2 с размером учетных площадок 1×0.5 м. На нем в масштабе 1 : 1 проводилось ежегодное картирование пространственного положения особей с указанием их возрастного состояния и жизненности (Работнов, 1964; Смирнова, 1976; Жукова, Заугольнова, 1985). При выделении возрастных групп использована общепринятая индексация (Уранов, 1973). В частности, выделяли всходы (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые, зрелые, старые генеративные (g_1, g_2, g_3), субсенильные (*ss*) и сенильные (*s*) особи. При определении возрастной структуры и численности употребляли

фитоценотические единицы учета, которые не всегда совпадают с понятием «особи» как морфологической и физиологической целостности (Смирнова, 1976). Картирование в масштабе 1 : 1 позволило установить динамику численности особей и возрастных групп, продолжительность возрастных состояний в онтогенезе (Работнов, 1960), пространственные перемещения особей, возрастную структуру и тип популяций. На основании анализа возрастного состава, способов возобновления и других популяционных параметров выделяли нормальные, инвазионные, регрессивные и инвазионно-регрессивные типы популяций (Работнов, 1950; Рысин, Казанцева, 1975). По принципу, принятому при составлении спектров возрастных состояний отдельных ценопопуляций (Смирнова и др., 1976; Курченко и др., 1976), строились обобщающие спектры всего травяно-кустарничкового яруса. Для этого рассчитывалось процентное отношение особей того или иного возрастного состояния к общей численности особей ценоза. Все это в комплексе позволило оценить динамические процессы кустарничково-травяных компонентов автотрофного блока. Названия видов приведены по С. К. Черепанову (1981).

Результаты исследований

Метеоусловия в 1984—1985 гг. резко отличались от условий 1983 г. По данным метеостанции «Пожижевская», температура почвы и воздуха в вегетационные периоды этих лет была ниже на 20—30 %, а количество осадков — на 15—25 % выше. В итоге общая численность особей травянистых компонентов снизилась с 575 до 489 экз./м². В 1983 г. в сообществе зарегистрировано 17 видов, из которых в 1985 г. выпал *Cardaminopsis neglecta* и добавились *Anemonoides nemorosa*, *Senecio nemorensis* и *Ranunculus carpaticus*. В отличие от первичных луговых и кустарниковых ценозов, где преобладают полночленные популяции нормального типа, автотрофный блок ельника черничного составлен главным образом неполночленными популяциями нормального типа (Жиляев, 1984, а, б, 1985; Царик, 1984; Царик, Климишин, 1984; Кияк, 1985), что является следствием сильного эдификаторного воздействия ели. Неполночленность возрастной структуры в большинстве случаев постоянна. Лишь в популяции *Oxalis acetosella* возрастной спектр за период 1983—1985 гг. изменился и стал полночленным (табл. 1).

Soldanella hungarica — единственный вид блока с облигатной полночленностью возрастного состава. В популяциях нормального типа преобладает виргинильная группа, на которую в 1983 г. приходилось 20—90, а в 1985 г. — 29—94 % особей. Снижение общей численности особей травяного яруса в 1985 г. в основном связано с динамичностью подроста (табл. 1). Колебания взрослой фракции, значительно меньшие по амплитуде, происходят в первую очередь вследствие изменения возрастного состояния особей популяций. Эти колебания обратимы благодаря способности многих видов к разным вариантам вегетативного размножения, а поэтому не влияют на их положение в ценозе. Неблагоприятные метеоусловия 1984—1985 гг. ускорили старение популяций *Vaccinium myrtillus*, *Luzula sylvatica*, *Oxalis acetosella*, что демонстрируется увеличением численности постгенеративных особей (*ss* и *s*). В остальных популяциях нормального типа этот процесс происходил на фоне возросшей смертности субсенильных и сенильных особей, в результате чего соотношение возрастных групп в спектрах не изменилось (табл. 1).

Видами с устойчивой структурой нормального типа и высокой численностью особей формируется флористическое ядро сообщества и определяется его фитоценотический режим. В отличие от луговых ценозов в ельнике черничном состав ядра бедный, включающий лишь 5 видов — *Soldanella hungarica*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Viola biflora*, *Galeobdolon luteum* (Жиляев, 1985). Им свойствен флуктуационный тип динамики.

Наряду с популяциями нормального типа в сообществе зарегистрированы зависимые — инвазионные и инвазионно-регрессивные популяции. В 1983 г. было 4 популяции такого типа: *Cardaminopsis neglecta*, *Anthriscus sylvestris*, *Veronica chamaedrys*, *Deschampsia cespitosa*. Они характеризуются низкой, неустойчивой численностью и неопределенностью структуры. Их появление

ТАБЛИЦА 1

Динамика возрастного состава популяций автотрофного блока ельника черничного в Карпатах

Вид	Тип биоморфы	Год	Соотношение возрастных групп, %								
			p	*j*	*im*	*v*	g_1	g_2	g_3	*ss*	*s*
Виды флористического ядра											
Galeobdolon luteum Huds.	ЯЦ	1983 (1)	—	—	25	69	—	—	—	6	—
		1984 (2)	—	2	25	67	—	—	—	6	—
		1985 (3)	—	7	15	75	1	—	—	2	—
Oxalis acetosella L.	ЯЦ	1	—	1	16	77	—	1	1	3	1
		2	—	1	17	76	—	1	1	3	1
		3	2	1	4	83	2	3	1	3	1
Soldanella hungarica Simonk.	НЦ	1	12	18	18	38	2	8	2	1	1
		2	14	18	18	36	2	8	2	1	1
		3	8	11	17	48	2	7	5	1	1
Vaccinium myrtillus L.	ЯЦ	1	—	—	4	90	—	—	—	5	1
		2	—	—	3	89	1	1	—	5	1
		3	—	—	2	80	1	1	—	10	7
Viola biflora L.	НЦ	1	19	5	17	34	—	16	—	9	—
		2	12	10	10	50	2	15	—	1	—
		3	3	15	4	70	6	10	—	4	2
Второстепенные виды											
Anemonoides nemorosa (L.) Holub	ЯЦ	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		3	—	10	90	—	—	—	—	—	—
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm	ЯЦ	1	—	9	36	18	—	—	—	18	19
		2	—	—	30	49	—	—	—	12	9
		3	—	—	29	62	—	—	—	9	—
Aposeris foetida (L.) Less	НЦ	1	5	—	22	44	—	18	—	11	—
		2	3	1	22	40	—	22	—	12	—
		3	—	—	5	58	5	32	—	—	—
Cardaminopsis neglecta (Schult.) Hayek	ЯЦ	1	4	35	26	35	—	—	—	—	—
		2	1	36	29	19	—	—	—	7	8
		3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carex sylvatica Huds	МЦ	1	—	—	—	50	—	50	—	—	—
		2	—	—	—	47	1	50	—	1	1
		3	—	—	—	40	4	50	—	1	—
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	МЦ	1	—	—	—	100	—	—	—	—	—
		2	—	—	—	100	—	—	—	—	—
		3	—	—	—	100	—	—	—	—	—
Homogyne alpina (L.) Cass.	ЯЦ	1	—	—	15	75	—	6	4	—	—
		2	—	3	8	77	—	6	4	2	—
		3	—	—	3	94	—	—	—	3	—
Leucanthemum waldsteinii (Sch. Bip) Pouzar	НЦ	1	20	53	20	—	7	—	—	—	—
		2	12	19	67	—	2	—	—	—	—
		3	—	8	21	71	—	—	—	—	—
Luzula sylvatica (Huds.) Gaudin	ЯЦ	1	—	—	33	58	—	9	—	—	—
		2	—	—	30	62	—	7	—	2	—
		3	—	—	24	71	—	—	—	—	5
Myosotis caespitosa K. F. Schultz	НЦ	1	—	—	10	63	—	21	—	6	—
		2	—	—	10	63	4	16	—	5	2
		3	—	—	11	72	8	9	—	—	—
Hieracim transpeczoricum Schljak.	НЦ	1	—	22	22	34	—	22	—	—	—
		2	—	16	34	30	—	20	—	—	—
		3	—	8	42	29	—	21	—	—	—
Ranunculus carpaticus Herbich	НЦ	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		2	—	20	80	—	—	—	—	—	—
		3	—	—	28	72	—	18	—	—	—
Senecio nemorensis L.	ЯЦ	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		2	—	20	79	1	—	—	—	—	—
		3	—	—	18	64	—	18	—	—	—
Senecio subalpinus Koch	ЯЦ	1	—	—	25	33	8	34	—	—	—
		2	—	—	16	35	12	37	—	—	—
		3	—	—	—	37	26	37	—	—	—

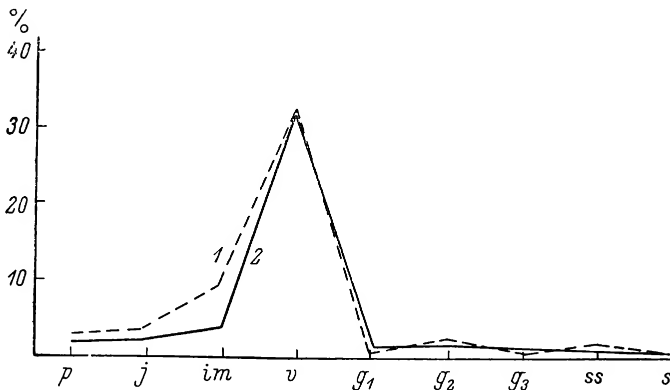
Вид	Тип биоморфы	Год	Соотношение возрастных групп, %								
			p	*j*	*im*	*v*	g_1	g_2	g_3	*ss*	*s*
Veronica chamaedris L.	НЦ	1	—	—	—	100	—	—	—	—	—
		2	—	—	—	100	—	—	—	—	—
		3	—	—	—	100	—	—	—	—	—

Примечание. Типы биоморф: ЯЦ — явнополицентрический; НЦ — неявнополицентрический; МЦ — моноцентрический.

и закрепление в сообществе определяется заносами семян извне и периодичностью этих инвазий. В 1984 г. автотрофный блок пополнился популяцией *Ranunculus carpaticus*, а в 1985 г. — популяциями *Anemonoides nemorosa* и *Senecio nemorensis*. Поскольку популяция *Ranunculus carpaticus* быстро приобрела черты нормальной, можно ожидать ее закрепления в составе сообщества как постоянного компонента. Отсутствием внешнего семенного поддержания объясняется факт исчезновения в этот же период популяции *Cardaminopsis neglecta*.

Обобщение возрастных спектров популяций травяно-кустарничкового яруса автотрофного блока указывает на явное преобладание виргинильной группы и стабильность правой части спектра (базовой структуры) (см. рисунок). Существенные колебания, свойственные подросту, в особенности имматурной группе, вызываются зависимостью приживаемости юношеских возрастных групп от внешних факторов, нерегулярностью семенного возобновления и снижением урожая семян в неблагоприятные годы. Последнее происходит потому, что при достаточно стабильной семенной продуктивности и возрастной структуре в неблагоприятных условиях резко возрастает число временно не цветущих особей (табл. 2). В этом причина снижения численности подроста в 1985 г.

Поскольку семенное пополнение большинства популяций автотрофного блока носит в целом неравномерный и неустойчивый характер, акцент в их поддержании перенесен на вегетативные формы возобновления. В популяциях ельника черничного от 71 (*Soldanella hungarica*) до 100 % (*Carex sylvatica*) взрослых особей имеют вегетативное происхождение. За весь период наблюдений это соотношение практически не изменилось, что указывает на превалирующую роль вегетативного возобновления в поддержании стабильности популяционных параметров компонентов травяно-кустарникового яруса ельника черничного. Лишь у *Soldanella hungarica* и *Viola biflora* — видов с регулярным и интенсивным семенным возобновлением популяций — отмечено устойчивое



Динамика возрастной структуры травяно-кустарникового яруса ельника черничного в Карпатах.

p — всходы, *j* — ювенильные, *im* — имматурные, *v* — виргинильные, g_1 — молодые генеративные, g_2 — зрелые генеративные, g_3 — старые генеративные, *ss* — субсенильные, *s* — сенильные особи. *1* — возрастная структура в 1983 г., *2* — возрастная структура в 1985 г.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение вегетативного и генеративного размножения в популяциях ельника черничного в Карпатах

Вид	Семенная продуктивность, шт на побег			Урожай семян, шт/м²			Число генеративных побегов с учетом временно не цветущих особей, шт			Число рамет на генеративную особь, шт		
	1983 г.	1984 г.	1985 г.	1983 г.	1984 г.	1985 г.	1983 г.	1984 г.	1985 г.	1983 г.	1984 г.	1985 г.
Aposeris foetida (L.) Holub	11.8	9.0	9.1	45.0	7.0	7.0	0.8	0.7	0.3	0.5	0.7	0.9
Carex sylvatica Huds	55.8	54.3	56.1	15.0	3.0	11.0	0.8	0.9	0.9	1.3	1.2	1.3
Hieracium transpeczoricum Schljak.	153.1	159.1	103.0	116.0	107.0	34.0	0.09	0.09	0.001	0.7	0.9	0.9
Homogyne alpina (L.) Cass.	26.9	—	—	6.0	—	—	0.03	—	—	1.2	1.8	1.9
Myosotis caespitosa Schultz	12.0	8.0	7.0	6.0	3.0	3.0	1.0	0.9	0.4	1.1	1.2	1.9
Oxalis acetosella L.	4.2	4.1	3.7	20.0	7.0	1.0	0.4	0.4	0.2	0.9	0.9	1.0
Senecio subalpinus Koch	609.1	624.1	617.1	896.0	793.0	797.0	1.0	0.9	0.7	1.1	1.1	1.4
Soldanella hungarica Simonk.	50.2	28.0	27.0	274.0	162.0	107.0	0.9	0.8	0.6	0.4	0.6	0.6
Viola biflora (L.)	10.3	12.2	12.3	16.0	47.0	44.0	1.2	1.6	1.2	0.3	0.1	0.4

наличие подроста. Вегетативное возобновление присуще виргинильным и генеративным особям, чем предопределяется их преобладание в спектрах возрастных состояний.

Часто интенсивности вегетативного и семенного возобновления находятся в обратной зависимости. В аномальные 1984—1985 гг. наблюдалось существенное усиление вегетативного возобновления и ослабление семенного (табл. 2). Хотя эта реакция неадекватна во всех популяциях (у некоторых видов — *Viola biflora* и *Carex sylvatica* — соотношение не изменилось), подобные перестройки позволяют думать о зависимости ритмов развития растений от внешних условий.

Кроме динамических процессов, связанных с колебаниями численности, возрастного состава и характера возобновления, на общей динамике автотрофного блока отражаются ход онтогенеза и пространственные перемещения особей. Последнее особенно характерно для явнополицентрических биоморф (Смирнова, 1976): *Oxalis acetosella*, *Homogyne alpina*, *Vaccinium myrtillus*, *Galeobdolon luteum*, *Anemonoides nemorosa*.

У второстепенных видов отмечена обратная зависимость среднего расстояния между раметами от численности особей видов флористического ядра (за рамету принималась особь вегетативного происхождения, образовавшаяся от материнского растения генеративного возрастного состояния). Влияние ядра на эти популяции гораздо существеннее, чем действие экзогенных факторов, в частности метеоусловий. В качестве примера можно указать, что уменьшение на отдельных участках численности особей популяций *Soldanella hungarica*, *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella* на 40—60 % вызывает интенсификацию вегетативного возобновления у *Hieracium transpeczoricum*, *Senecio subalpinus* и других на 25—40 %. Подобные изменения часто носят фрагментарный характер и противоположную направленность на общем фоне популяционных перестроек этих же видов в целом. Таким образом, для второстепенных видов из комплекса экзо-, эндогенных воздействий ведущими выступают последние, в частности изменение давления (конкуренции) со стороны эдификаторных видов флористического ядра. На динамику же эдификаторов влияют в первую очередь экзогенные факторы. Устойчивый характер неполночленности большинства популяций — результат модификаций онтогенеза, когда особи, достигшие виргинильного состояния, не проходят последовательно всех возрастных этапов, а пропускают некоторые из них (Жиляев, 1986). Возрастная неполночленность состава популяций не затрагивает виргинильную группу, которая выступает ведущим компонентом всех нормальных популяций ельника

черничного, что определяется интенсивностью вегетативного размножения и разнообразием его форм.

Проведенные исследования указывают на разные масштабность, периодичность, направленность и причины динамических процессов в сообществе ельника черничного. В целом популяциям травяно-кустарничкового яруса свойственны незначительные флуктуационные смены. Резкие, аномальные метеоусловия сказываются на численности особей пред- и постгенеративных возрастных групп, изменяют соотношение вегетативного и семенного возобновления популяций. Популяции второстепенных видов испытывают дополнительные воздействия со стороны флористического ядра. Поэтому колебания их параметров подчинены более сложным опосредствованным закономерностям и могут иметь противоположную доминантным популяциям направленность или оставаться индифферентными. В результате общая динамика травяно-кустарничкового яруса представляется как резкое изменение численности отдельных популяций на фоне общей стабильности либо слабой изменчивости других.

Возможность внедрения и стабилизации в составе сообщества инвазионных популяций связана с периодичностью заноса семян, приживаемостью и устойчивостью подроста к действию всего комплекса эколого-ценотических факторов.

Динамические тенденции в популяциях второстепенных видов в режиме заповедания определяются главным образом эндогенными факторами, в частности характером сопряженности с видами флористического ядра, контролирующими режим отношений в фитоценозе. Динамика последних определяется экзогенными факторами, сказывающимися на численности и соотношениях отдельных возрастных групп. В отличие от антропогенных воздействий естественные колебания экзо-, эндогенных факторов в режиме заповедания не могут вызвать необратимых нарушений автотрофного блока ельника черничного. Флуктуационный тип динамики, преобладающий в сообществе, способствует оптимизации автотрофного блока по составу и структуре.

ЛИТЕРАТУРА

Жиляев Г. Г. Ценопопуляции компонентов сообщества лабазничника василькового в Карпатах. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 4, с. 506—511. — *Жиляев Г. Г.* Структура популяций сольданеллы венгерской в Карпатах в зависимости от освещенности. — Лесоведение, 1984б, № 3, с. 71—74. — *Жиляев Г. Г.* Влияние заповедности и выпаса на структуру ценопопуляций в сообществе овсяницы приземистой. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 3, с. 378—382. — *Жиляев Г. Г.* Поливариантность онтогенеза травянистых многолетников в фитоценозах Карпат. — Укр. бот. журн., 1986, т. 43, № 5, с. 32—37. — *Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б.* Введение. — В кн.: Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985, с. 3—9. — *Кияк В. Г.* Структура популяций растений в сообществе сислериевичника осоково-овсяницевого в Украинских Карпатах. — Укр. бот. журн., 1985, т. 42, № 3, с. 10—14. — *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с. — *Курченко Е. И., Егорова В. Н., Ермакова И. М., Матвеев А. Р.* Особенности структуры ценопопуляций рыхлокустовых злаков. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 130—146. — *Малиновский К. А.* Растительность высокогорья Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1980. 278 с. — *Работнов Т. А.* Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. — Бот. журн., 1945, т. 30, № 4, с. 167—177. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 1. М.: Наука, 1950, с. 465—483. — *Работнов Т. А.* Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 249—278. — *Работнов Т. А.* Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. С. 132—145. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с. — *Рысин Л. П., Казанцева Т. Н.* Метод популяционного анализа в геоботанических исследованиях. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 2, с. 199—209. — *Смирнова О. В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 72—80. — *Смирнова О. В., Егорова В. Н., Торопова Н. А.* Возрастные спектры ценопопуляций длиннокорневищных растений. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 146—166. — *Уранов А. А.* Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений. — В кн.: Тез. докл. V съезда ВБО. Киев: Наук. думка, 1973, с. 217—219. — *Царик И. В.* Влияние выпаса на ценопопуляционную структуру кустарниково-травяного яруса ельника черничного. — Укр. бот. журн., 1984, т. 41, № 6, с. 5—21. — *Царик И. В., Климишин А. С.* Ценопопуляционная структура вторичных луговых фитоценозов Карпат. — Укр. бот. журн., 1984, т. 41, № 5, с. 9—13. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Knapp R.* Cyclic successions and ecosystem approaches in vegetation sciece. — In: Vegetation dynamics. Hague: Junk, 1974, p. 93—100.

Львовское отделение
Института ботаники АН УССР.

Получено 3 III 1986.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.927 : 551.781.5 (574)

Г. П. Пнёва

НОВЫЙ ВИД *SYMPLOCOS* (*SYMPLOCACEAE*) ИЗ ПОЗДНЕОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ АШУТАСА (ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

G. P. PNEVA. A NEW SPECIES OF *SYMPLOCOS* (*SYMPLOCACEAE*) FROM THE LATE OLIGOCENE FLORA OF THE ASHUTAS MOUNTAIN (EAST KAZAKHSTAN)

Описывается новый вид рода *Symplocos*, впервые установленный в Казахстане. Проанализированы находки этого рода в СССР.

В процессе работы над ископаемым видом рода *Nyssa* среди отпечатков *N. zaisanica* Grub. из флоры Ашутаса автором был обнаружен отпечаток листа с зубчатым краем, тогда как листья *N. zaisanica* цельнокрайные. Этот образец (№ 783а) изображен в монографии (Криштофович и др., 1956: 152, рис. 73), но край у него нарисован цельным, слегка волнистым. Типом вида является другой образец (№ 1234). Изучение отпечатка с зубчатым краем показало, что он относится к роду *Symplocos* Jacq. (Викулин, Пнёва, 1986). Аналогичный факт уже имеется в палеоботанической литературе, когда в результате ревизии типа вида *Nyssa europaea* Ung. этот вид был перенесен в род *Symplocos* (Kirchheimer, 1957).

Достоверных листьев рода *Symplocos* в ископаемом состоянии известно немного, что можно видеть в критических обзорах палеоботанической литературы, касающейся определения листьев этого рода (Kirchheimer, 1957; Barthel, Rüffle, 1976), однако остатки цветков и особенно косточек и плодов в изобилии найдены в угленосных отложениях Западной Европы от среднего олигоцена до нижнего плиоцена (Kirchheimer, .1957). В среднем плиоцене род *Symplocos* известен только в Японии (Miki, 1941). На территории СССР описаны немногочисленные отпечатки листьев рода *Symplocos*: в палеоценовой флоре Романкольсая (Южный Урал) 2 вида — *S. uralensis* Baik и S. sp. cf. *S. oregona* Chaney et Sanborn (Байковская, 1984); в сарматской флоре Абхазии 3 вида — *S. bzybica* Kolak., *S. palaeotheifolia* Kolak., *S. simile* Kolak. (Колаковский, Шакрыл, 1976); в плиоценовой флоре Кодора 2 вида — *S. lidae* Kolak., *S. kimmerica* Kolak. (Колаковский, 1964). Пыльца *Symplocos* отмечена в меотической флоре Гурии (Пурцеладзе, 1968). Плоды и семена впервые обнаружены в четвертичных отложениях Западной Грузии (Чочиева, 1970).

Symplocos является единственным родом сем. *Symplocaceae*, но достаточно представительным, насчитывающим свыше 400 видов. В настоящее время его представители встречаются в тропических и субтропических областях Восточной Азии и Северной Америки. Наибольшее число видов рода *Symplocos* сосредоточено во флорах Китая, Борнео, Суматры, Новой Гвинеи, Новой Каледонии. В тропиках произрастают только вечнозеленые формы, в субтропиках — большей частью листопадные. Это небольшие деревья и кустарники. Они растут на высоте от 700 до 1500 м над ур. м. В тропических областях низкорослые мелколистные формы могут подниматься до высоты 4000 м над ур. м. (Kirchheimer, 1957; Czeczott, Skiergiello, 1967).

Род *Symplocos* несомненно является термофильным элементом для умеренной листопадной флоры Ашутаса, хотя в ней и присутствуют представители таких теплолюбивых форм, как *Magnolia*, *Sassafras*, *Cyclocarya*, *Pterocarya*, *Ilex*, *Cercidifillum*, *Liquidambar*, *Castanea*, *Fagus*, *Quercus*, *Taxodium*, *Nyssa*, *Phellodendron* и др.

По аналогии с современными условиями произрастания вечнозеленых видов рода *Symplocos* в условиях горных хвойных лесов Китая совместно с листопадными (*Berberis*, *Caragana*, *Clematis*, *Cotoneaster*, *Euonymus*, *Juniperus*, *Lonicera*, *Ribes*, *Rosa*, *Rubus*, *Spiraea*, *Viburnum*) и вечнозелеными кустарниками (*Ilex*, *Eurya*, *Rhododendron*) (Wang Chi-Wu, 1961) можно предположить, что *Symplocos ashutasica* Pneva et Vikulin sp. nov. произрастал также в подлеске ашутасского леса совместно с такими кустарниками, как *Comptonia longirostris* Jarm., *Ilex integrifolia* Baik., *Viburnum pseudolentago* Baik., *Physocarpus microlobatus* Baik. и др.

Судя по характеру отпечатка лист *Symplocos ashutasica* несомненно был тонким и, следовательно, принадлежал листопадному растению.

Единственный близкий к описываемому ископаемый вид — *S. palaeotheifolia* — происходит из сарматской флоры Бармыш (Абхазия) смешанного состава, совмещающей теплоумеренные и вечнозеленые элементы (Колаковский, Шакрыл, 1976).

На территории Казахстана род *Symplocos* установлен впервые.

Symplocos ashutasica Pneva et Vikulin sp. nov.[1]

(таблица, *1*, *2*; рисунок, *1*, *2*)

Nyssa zaisanica Grub. pro parte, Грубов, Криштофович, 1956, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8, вып. 1 : 152, рис. 73.

О п и с а н и е. Данный вид представлен отпечатком почти целого листа 10.5 см дл. и 3.2 см шир. (см. таблицу, *1*, *2*; рисунок *1*, *2*). Основание слабоасимметричное, клиновидно суженное. Черешок толстый, сохранился не полностью. Верхушка, постепенно суживающаяся, с притупленным кончиком. Зубчики мелкие, с округлой удлиненной спинкой, едва различимые невооруженным глазом (на 1 см края приходится примерно 3 зубчика), с точечным утолщением (железкой) на конце. Главная жилка серпообразно изогнутая. Вторичные жилки в количестве 15 пар супротивные, попарно сближенные или очередные, отходят под углом 45—50°, прямые, дуговидно изогнутые или S-образно изогнутые, изредка бифуркирующие, расставлены между собой на расстоянии от 0.5 до 1 см. В более широких интервалах обычно развиты 1—2 короткие промежуточные жилки. Вдоль края вторичные жилки поднимаются вверх, образуя уменьшающийся ряд петель, от которых отходят ответвления в зубчики. Для вида характерно также наличие двух слабых вторичных жилок в основании листа (см. рисунок, *1*), что наблюдается также у современных аналогов ископаемого вида (см. таблицу, *3*, *4*). Третичные жилки довольно редкие, тонкие, несколько извилистые, иногда разветвленные, более или менее перпендикулярны вторичным жилкам, в точках их ответвлений вторичные жилки иногда слегка перетянуты (см. рисунок, *2*). При большом увеличении на некоторых участках отпечатка заметна неправильная сеть жилок следующего порядка.

Характерная форма листьев, нерезкая железистая зубчатость края и особенности жилкования не оставляют сомнения в их принадлежности к роду *Symplocos*.

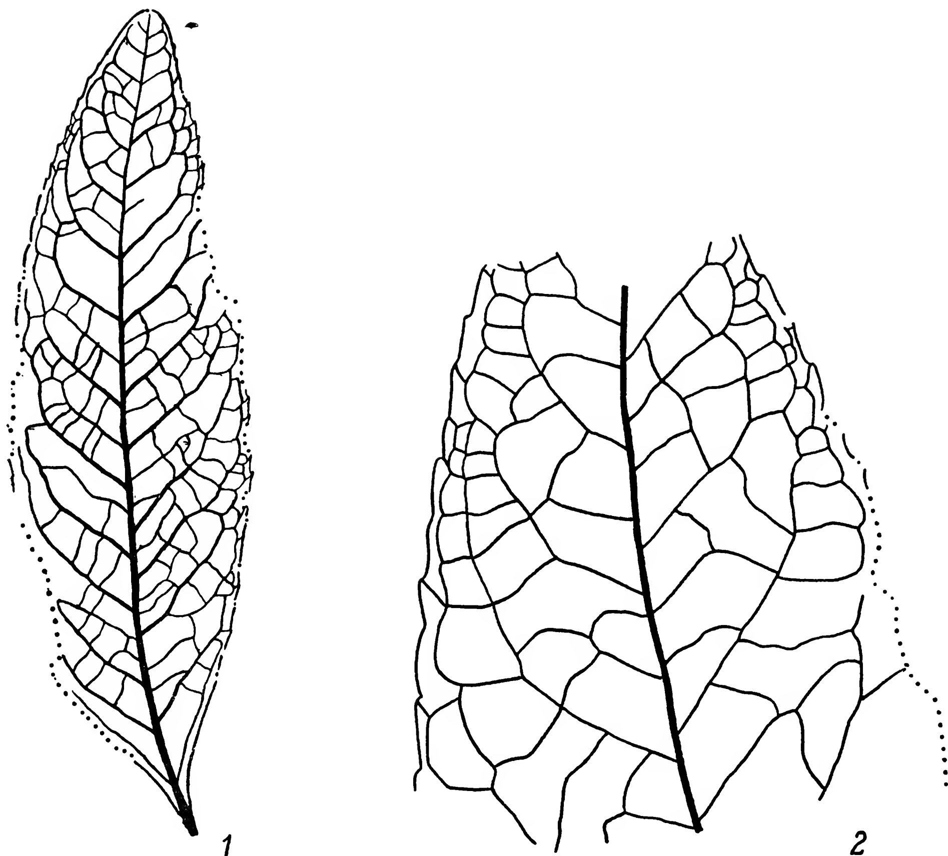
Г о л о т и п: Отпечаток листа, обр. 783а, кол. 2113 (БИН АН СССР), поздний олигоцен, гора Ашутас.

И с с л е д о в а н н ы й э к з е м п л я р: кол. 2113, обр. 783а.

С р а в н е н и е. Находки листьев рода *Symplocos* в ископаемом состоянии довольно редки (Колаковский, Шакрыл, 1976; Barthel, Rüffle, 1976; Байковская, 1984, и др.). Среди них нет аналогичных форм. Наиболее близким по

---

[1] Вид установлен при совместной работе с С. В. Викулиным над родом *Nyssa* (Викулин, Пнёва, 1986).



Symplocos ashutasica.
1 — голотип, отп. 783а; *2* — то же, ×3, фрагмент.

форме и жилкованию (разветвленности и извилистости вторичных жилок) является *S. palaeotheifolia* Kolak. из сармата Абхазии (Колаковский, Шакрыл, 1976: 140, табл. XX, рис. 4—6), но последний отличается вдвое более редкими зубчиками и меньшим числом вторичных жилок (8—9 пар).

Среди современных видов рода *Symplocos* наиболее близки к ископаемому виду *S. spicata* Roxb., особенно сборы из Южного Китая (экз. № 13141, Coll. Shiu Yung, 21 V 1973), и *S. racemosa* Roxb. — сборы из Юго-Западного Китая. Оба современных вида отличаются от ископаемого меньшим числом вторичных жилок (у *S. spicata* их обычно 9—11, изредка до 14, у *S. racemosa* — 8—10) и характером зубчиков (у *S. spicata* обычно более острые и частые зубчики, у *S. racemosa* зубчики прижатые и более редкие, иногда редуцированные до железки, край, таким образом, становится волнистым). Детали жилкования, рисунок третичной сети жилок и жилок более низкого порядка, а также характер ответвления анастомоз в зубчики у ископаемого и современных видов аналогичны (см. рисунок, *2*; таблицу, *2*, *5*).

Интересно отметить, что Колаковский и Шакрыл (1976) для *S. palaeotheifolia* приводят в качестве близкого современного вида также *S. racemosa* (секция *Lodhra* (Guill) Benth. et Hook.).

ЛИТЕРАТУРА

Байковская Т. Н. Палеоценовая флора Романкульская (Южный Урал). Л.: Наука, 1984. 64 с. — *Викулин С. В.*, *Пнёва Г. П.* *Nyssa zhilinii* (*Nyssaceae*) — новый третичный вид из Пасеково и Ашутаса. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 9, с. 1266—1270. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Кодора. — Тр. Сухум. бот. сада, 1964. 210 с. — *Колаковский А. А.*, *Шакрыл А. К.* Сарматские флоры Абхазии. — Тр. Сухум. бот. сада, 1976, вып. 22, с. 98—148. — *Криштофович А. Н.*, *Палибин И. В.*, *Шапаренко К. К.* и др. Олигоценовая флора горы

Апутас в Казахстане. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1956, сер. 8, вып. 1. 171 с. — *Пурцеладзе Х. Н.* Мэотическая флора бассейнов рек Натанеби и Супса по данным палинологического анализа. — Сообщ. АН ГССР, 1968, т. 52, № 1, с. 121—125. — *Чочиева К. И.* О находке остатков *Stuartia*, *Eurya* (*Theaceae*), *Symplocos* (*Symplocaceae*) в четвертичных отложениях Западной Грузии. — Сообщ. АН ГССР, 1970, т. 60, № 1, с. 245—248. — *Barthel M. I.*, *Rüffle Z.* Ein Massenvorkommen von Symplocaeenblättern als Beispiel einer Variationsstatistik. — In: Eozane Floren des Geiseltales. Abh. Zentr. Geol. Inst., 1976, Hf 26. 507 S. — *Czeczott H.*, *Skiergiello A.* Flora kopalna Turowa kolo Bogatynia. — Prace Muzeum Ziemi. Warszawa, 1967, N 10, s. 97—166. — *Kirchheimer F.* Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. Halle (Saale): Knapp, 1957. 783 S. — *Miki S.* On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary Period. — Jap. J. Bot., 1941, vol. 11, N 3, p. 237—303. — *Wang Chi-Wu.* The forest of China. — Maria Moors Cabot Foundation Publ., 1961, ser. 5. 283 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 26 IX 1986.

УДК 005 : 582.261.5.001.331.(262)

Бот. журн., т. 72, № 10

Н. Е. Гусляков

НОВЫЕ ДЛЯ НАУКИ ВИДЫ РОДА *AMPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ЧЕРНОГО МОРЯ

N. E. GUSLYAKOV. NEW SPECIES OF THE GENUS *AMPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE BLACK SEA

Представлены данные по морфологии панциря и отчасти экологии ранее неизвестных 5 видов рода *Amphora* из Черного моря.

При изучении панцирей диатомовых водорослей Черного моря с помощью светового (СМ), трансмиссионного (ТЭМ) и сканирующего (СЭМ) электронных микроскопов были получены данные по 5 видам рода *Amphora*, которые являются новыми для науки. Приводим их описания.

Amphora makarovae Gusl. sp. nov.

Frustula a cingulo ovalia (tab. I, *1—3*) Pleurae pauciae, structura nulla. Valvae semilanceolatae finibus rotundatae 20—25 mkm longae, 5—7 mkm latae, dorso costa limitari angusta in limbum et partem raphae adjacentem divisae (tabl. I, *1*). Eminentia raphes plicata structura nulla ad polos subdilatata incomplete bilateralis a dorso per totum axim longitudinalem distincta, ad polos attenuata et ad faciem ventralem subinflexa, a ventre ad polos tantum distincta, fissuris subincurvatis.

Typus: URSS, Mare Nigrum, 5—7 m alt in limo et arena Sinus Tendrovensis, sals 16 ‰, t 14°, 15 V 1978, rarissime, N. E. Gusljakov. In diatomotheca cathedrae Botanicae Universitatis Odessanae conservatur.

Affinitas. Species propria, sed forma et structura areolarum et nodi centralis subgeneri *Amphora* (*A. proteus* Greg., *A. libyca* Ehr., *A. ovalis* Kütz.) similis est, structura eminentiae raphes tamen ad polos et limbum differt.

Species cl. I. V. Makarovae diatomologo sovietico dedicatur.

Панцирь со стороны пояска овальный. Соединительные ободки немногочисленные, бесструктурные. Створки полуланцетные, с закругленными концами, 20—25 мкм дл. и 5—7 мкм шир. Спинная сторона створки разделяется узким пограничным ребром на пришовную часть и загиб. На загибе, несколько выше пограничного ребра, проходит очень нежное продольное ребро, которое иногда может быть незаметным (табл. I, *1*). Ареолы округлые, редко расположенные в один ряд на дне узких (около 0.2 мкм шир.) и глубоких поперечных ложбинок, между хорошо выраженными поперечными ребрами, рядов ареол 15—20 в 10 мкм. У шва, по продольной оси, обычно до полярных концов створки, поверхность пришовной части резко изгибается, образуя в непосредственной

близости спинной стороны шовного выступа и под ним пониженный участок, который имеет вид желоба. Желоб на большей части (по ширине) прикрыт спинной стороной шовного выступа. У полярных концов шовный выступ заметно оттянут и не примыкает к пограничному продольному ребру (табл. I, *2*, *3*). Спинное центральное поле от округлого до слегка ланцетного, переходящее в продольную гиалиновую линию, идущую по продольной оси вдоль спинного края шовного выступа. Брюшная сторона створки узкая, ряды ареол в виде одного продольного ряда вытянутых в поперечном направлении углублений, которых 14—20 в 10 мкм. Эти структуры на полюсах более редуцированы. Шовный выступ бесструктурный, у полюсов слегка расширен, неполно-двусторонний, со спинной стороны развит по всей длине продольной оси, на полюсах оттянут и слегка загнут на брюшную сторону (табл. I, *2*, *3*). С брюшной стороны шовный выступ развит только у полюсов. Щели шва слабоизогнуты. Брюшное центральное поле небольшое, квадратное.

Тип: СССР, Черное море, на глубине 5—7 м, в иле и песке, в Тендровском заливе, при солености 16.0 ‰, температуре 14 °С, 1 V 1978, очень редко, Н. Е. Гусляков. Хранится в диатомотеке кафедры ботаники Одесского государственного университета.

Родство. Прямые родственные связи с какими-либо видами амфор нам неизвестны, однако по форме, структуре ареол, строению центрального узелка *A. makarovae* близок к кругу видов подрода *Amphora* (*A. proteus* Greg., *A. libyca* Ehr., *A. ovalis* Kütz.), но отличается от них строением шовного выступа у полярных концов створки и загиба.

Вид назван в честь советского диатомолога И. В. Макаровой.

Amphora lydiae Gusl. sp. nov.

Frustula a cingulo ovalia. Pleurae paucae structura nulla. Valvae semilanceolatae finibus rotundatae 20—22 mkm longae, 3—5 mkm latae, dorso costa limitari angusta in partem raphae adjacentem et limbum divisa. Eminentia raphes plicata structura nulla ad polos manifeste dilatata incomplete bilateralis, a dorso per totum axem longitudinalem distincta ad polos haud attenuata, a ventre ad polos tantum distincta fissuris saepius rectis (tab. I, *4*—*6*). Area centralis ventralis haud magna quadrata.

Typus: Mare Nigrum, 4—10 m alt in limo et arena; pars Maris Nigri boreali-occidentalis — Dnestrovskaja dicta, syrtiso sals, 15 ‰, t 14°, 15 IV 1984 raro, N. E. Gusljakov. In diatomotheca cathedrae Botanicae Universitatis Odessanae conservatur.

Affinitas. Species valvae magnitudine, frustularum forma et areolarum structura speciebus subgeneris *Amphora*, *A. makarovae* quidem similis est, a qua tamen parte raphae adjacente angusti ore, canaliculi longitudinalis parietibus haud abruptis, eminentia raphes in parte dilatata ad polos non attenuata, costae limitari adjacente differt.

Species uxori meae L. G. Gusljakoviae dedicatur.

Панцирь со стороны пояска овальный. Соединительные ободки немногочисленные, бесструктурные. Створки полуланцетные, с закругленными концами, 20—22 мкм дл. и 3—5 мкм шир. Спинная сторона створки разделяется узким пограничным ребром на пришовную часть и загиб. На загибе, несколько выше пограничного ребра, проходит очень нежное продольное ребро, которое иногда может быть незаметным. Ареолы округлые, редко расположенные в один ряд на дне узких ложбинок между поперечными ребрами, рядов ареол 17—24 в 10 мкм. Пришовная сторона узкая. У шва, по продольной оси, обычно до полярных концов створки, поверхность пришовной части изгибается, образуя более пониженный участок, который имеет вид продольного желоба, на большей части (по ширине) прикрытого спинной стороной шовного выступа. У полярных концов расширенная часть шовного выступа примыкает к пограничному ребру (табл. I, *4*—*6*). Центральное поле обычно квадратное. Брюшная сторона створки узкая, поперечные ряды ареол представляют один продольный ряд слегка вытянутых в поперечном направлении углублений, которых около 13 в 10 мкм. Последние на полюсах образуют дополнительный зачаточ-

ный продольный ряд. Шовный выступ бесструктурный, у полюсов заметно расширен, неполнодвусторонний, со спинной стороны развит по всей продольной оси и не оттянут у полюсов (табл. I, *5, 6*). С брюшной стороны шовный выступ развит только у полюсов. Щели шва чаще прямые. Брюшное центральное поле небольшое, квадратное.

Тип: СССР, Черное море, на глубине 4—10 м, в иле и песке, в северо-западной части Черного моря на Днестровской банке, при солености 15 ‰, температуре 14 °С, 15 IV 1984, редко, Н. Е. Гусляков. Хранится в диатомотеке кафедры ботаники Одесского государственного университета.

Родство. Вид по размерам створок, форме панциря, структуре ареол близок к кругу видов подрода *Amphora* и в частности к *A. makarovae*, однако отличается от него более узкой пришовной частью и не столь крутыми, как у *A. makarovae*, стенками продольного желоба. Существенным отличием этого вида от вышеописанного является то, что у полярных концов расширенная часть шовного выступа неоттянутая и примыкает к пограничному ребру.

Вид назван в честь Л. Г. Гусляковой.

Amphora proschkiniana Gusl. sp. nov.

Syn.: Amphora ovalis var. pediculus Kütz. sensu Гусляков, 1981, рис. 7, *1*.

Frustula a cingulo ovalia. Pleurae paucae structura nulla. Valvae semilanceolatae ad vix semilunares finibus rotundatae 4—10 mkm longae, 1.5—3 mkm latae. Eminentia raphes plicata, structura nulla, ad polos manifeste dilatata, incomplete bilateralis, dorso per totum axem longitudinalem distincta, in polis ad dorsum inflexa, fissuris subincurvatis. Areolae facie interioe orbiculares inter costulas bene distinctas sitae, quae tamen an raphen area hyalina longitudinali, polos haud attingente, parte centrali dilatata, interruptae sunt. Costulae transversae in partibus areae hyalinae adjacentibus vix obsoletae, spatus intercostalibus quinta parte angustiores.

Typus: URSS, Mare Nigrum, 1—5 m alt, in limo, arena, inter algas: pars boreali-occidentalis Maris Nigri, sals. 14 ‰, t 16°, haud raro, N. E. Gusljakov. In diatomotheca cathedrae Botanicae Universitatis Odessanae conservatur.

Affinitas. Srecies forma valvarum et frustulorum, valva tam extus quam intus perforata *A. pediculus* Kütz. (subg. *Amphora*) affinis est, a qua costis transversis bene distinctis, ad raphen area hyalina longitudinali polos haud attingente interruptis, facie valvae interiore sitis necnon oecologia differt; species nostra scilices marina et, mesohalobio-marina videtur, *A. pediculus* Kütz. vero aquae duclis et mesohalobia est.

Species cl. diatomologo sovietico A. I. Proschkinae—Lavrenko dedicatur.

Панцирь со стороны пояска овальный. Соединительные ободки немногочисленные, бесструктурные. Створки полуланцетные до слабополулунных, с закругленными концами, 4—10 мкм дл. и 1.5 мкм шир. На наружной поверхности спинной стороны створки ареолы от округлых до слегка вытянутых, 13 в 10 мкм, располагаются в поперечных рядах между слаборазвитыми (до почти сглаженных) поперечными ребрами, рядов ареол 16—28 в 10 мкм. Каждая ареола в рядах отделяется от другой утолщенными перегородками, которые в совокупности образуют продольные ребра (или гиалиновые линии). Продольное пограничное ребро и спинное центральное поле не выражены. Брюшная сторона створки сравнительно узкая, с одним продольным рядом округлых или слегка вытянутых ареол, который прерывается в центре. Шовный выступ бесструктурный, у полюсов заметно расширен, неполнодвусторонний, со спинной стороны развит по всей длине продольной оси на полюсах загнут в спинную сторону. Щели шва слабоизогнуты. Брюшное центральное поле обычно квадратное. На внутренней поверхности створки ареолы округлые, располагаются между хорошо развитыми ребрами. Ближе к шву ребра прерываются продольным гиалиновым полем, которое не заходит на полярные концы створки. В центральной части это поле расширено. Примыкающие к нему части поперечных ребер несколько сглажены (табл. II, *1—12*).

Тип: СССР, Черное море, на глубине 1—5 м, в иле, песке, на камнях, среди водорослей, северо-западная часть Черного моря, Одесский залив, при солености 14‰, температуре 16 °С, 2 VI 1977, нередко, Н. Е. Гусляков. Хранится в диатомотеке кафедры ботаники Одесского государственного университета.

Родство. По форме створок и панциря, перфорированности наружной и внутренней поверхностей *A. proschkiniana* близок к *A. pediculus* (subg. *Amphora*), однако от последнего отличается структурой внутренней поверхности створки — наличием хорошо развитых поперечных ребер, которые ближе к шву прерываются продольным гиалиновым полем, не заходящим на полярные концы створки. По экологии *A. pediculus* — пресноводный и слегка пресноводно-солоноватоводный вид, тогда как *A. proschkiniana* — морской, и, возможно, солоноватоводно-морской.

Вид назван в честь советского диатомолога А. И. Прошкиной-Лавренко.

Amphora karajevae Gusl. sp. nov.

Frustula a cingulo elliptica finibus attenuata. Pleurae numerosae. Valvae semilunares, finibus attenuatae, 15—25 mkm longae, 2—3.5 mkm latae. Areolae irregulariter orbiculares in valleculis inter costulas transversas distinctas sitae, series binas oblique se in vicem persectas, 10—12 pro 10 mkm formates, ad zonam marginalem dorso interdum in areolas majores 1—2 confluentes. Velum membranam cribrosam praebens. Faces dorsalis costa limitari angusta arcuata in limbum et partem raphae adjacentem divisa. Facies ventralis angusta areolis eis faciei dorsalis, minoribus, seriatis, seriebus crebrioribus, 17 pro 10 mkm notata. Eminentia raphes valliculiformis, structura nulla, ad polos dilalata incomplete bilateralis a dorso per totum axem longitudinalem distincta.

Typus: URSS, Mare Nigrum, in bentho et epibiosi algarum, 2.5—10 m alt, sals. 15‰, t 14°, pars Maris Nigri boreali-occidentalis, 15 V 1975, N. E. Gusljakov. In diatomotheca cathedrae Botanicae Universitatis Odessanae conservatur.

Affinitas. Species nostra subgeneri *Platyganglion*, *A. caroliniana* Giffen quidem similis est, a qua tamen areolarum structura ac dispositione, costa limitari distincta et notis ceteris differt.

Species cl. N. I. Karajevae, diatomologo sovietico dedicatur.

Панцирь с пояска эллиптический, с оттянутыми концами. Соединительные ободки многочисленные, структурные. Створки полулунные, с оттянутыми концами, 15—25 мкм дл., 2—3.5 мкм шир. Ареолы неправильно-округлой формы, располагаются в ложбинках между хорошо выраженными поперечными ребрами, в косопересекающихся двойных рядах. Рядов ареол 10—12 в 10 мкм. У спинной краевой зоны ареолы иногда сливаются, образуя одну или две более крупные ареолы. Велум в виде ситовидной мембраны. Спинная сторона створки разделяется узким, дугообразно изогнутым пограничным ребром на пришовную часть и загиб. Брюшная сторона створки узкая, с ареолами такого же строения и расположения, как и на спинной стороне, но с тенденцией к слиянию, они более мелкие, а ряды их чаще поставлены, 17 в 10 мкм. Шовный выступ валиковидный, бесструктурный, у полюсов расширен, неполнодвусторонний, со спинной стороны развит по всей продольной оси (табл. II, *14*).

Тип: СССР, Черное море, в бентосе и обрастаниях высших водорослей, глубина 2.5—10 м, при слености 15 ‰, температуре 14 °С, северо-западная часть Черного моря, 15 V 1975, Н. Е. Гусляков. Хранится в диатомотеке кафедры ботаники Одесского государственного университета.

Родство. Наш вид по размерам близок к кругу видов подрода *Platyganglion* и в частности *A. caroliniana*, но отличается от этого вида расположением ареол, их структурой, наличием хорошо выраженного пограничного ребра и некоторыми другими деталями.

Вид назван в честь советского диатомолога Н. И. Караевой.

A. genkalii Gusl. sp. nov.

Frustula a cingulo elliptica, finibus attenuata. Pleurae numerosae. Valvae semilunares ad vix semilanceolatas finibus attenuatae, 12—15 mkm longae,

2.4—3 mkm latae. Areolae orbiculares in valleculis haud profundis saepe sitae septis disjunctae, guincuncialiter series singulas, 15—17 pro 10 mkm plerumque formates. Facies dorsalis lata, costa axiali angustissima arcuata interdum indulata in partem raphae adjacentem et limbum divisa. Facies ventralis angusta, areolis eis faciei dorsalis structura et dispositione similibus notata. Eminentia raphes valliculiformis, structura nulla, ad polos dilatata bilateralis, centro interrupta, dorso, quam ventre distinctior.

T y p u s: URSS, Mare Nigrum, sinus Odessanus, in epibiosi algarum, 0.5 m alt, sals. 8 $^0/_{00}$, t 12°, 10 IV 1984, N. E. Gusljakov. In diatomotheca cathedrae Botanicae Universitatis Odessanae conservatur.

A f f i n i t a s. Species forma ac dimensionibus valvarum *A. castellata* Giffen, *A. coffeaeformis* Ag. (subg. *Platyganglion*), similis est, a quibus areolarum dispositione, eminentia raphes bilaterali centro interrupta bene differt.

Species cl. S. I. Genkalii, diatomologo sovietico dedicatur.

Панцирь с пояска эллиптический, с оттянутыми концами. Соединительные ободки многочисленные, структурные. Створки полулунные до слегка полуланцетных, с оттянутыми концами, 12—15 мкм дл., 2.4—3 мкм шир. Ареолы округлой формы, располагаются в шахматном порядке, образуя одинарные ряды, 15—17 в 10 мкм. Спинная сторона створки широкая, разделяется узким дугообразно изогнутым пограничным ребром на пришовную часть и загиб. Ребро иногда имеет волнистый контур. Брюшная сторона створки узкая, на ней ареолы такого же строения и расположения, как и на спинной стороне. Шовный выступ валиковидный, бесструктурный, у полюсов расширен, двусторонний, прерван в центре. Со спинной стороны развит лучше, чем с брюшной (табл. II, *13*).

Т и п: СССР, Черное море, в обрастаниях высших водорослей, глубина 0.5 м, при солености 8 $^0/_{00}$, температуре 12 °С, 10 IV 1984, Одесский залив, очень редко, Н. Е. Гусляков. Хранится в диатомотеке кафедры ботаники Одесского государственного университета.

Р о д с т в о. Вид по форме створок и размерам близок к *A. castellata*, *A. coffeaeformis* (subg. *Platyganglion*), но резко отличается от них расположением ареол, хорошо заметным двусторонним шовным выступом и его прерванностью в центре створки.

Вид назван в честь советского диатомолога С. И. Генкала.

ЛИТЕРАТУРА

Гусляков М. О. Нові дані про діатомові водорості Черного моря. — Укр. бот. журн., 1981, т. 38, № 1, с. 54—63.

Одесский государственный университет. Получено 10 II 1986.

УДК 005 : 576.16 : 582.948.2 Бот. журн., т. 72, № 10

Ю. М. Фролов, Н. П. Фролова

НОВЫЙ ВИД *SYMPHYTUM* (*BORAGINACEAE*) ИЗ ЗАПАДНОЙ УКРАИНЫ

YU. M. F R O L O V, N. P. F R O L O V A. A NEW SPECIES *SYMPHYTUM* (*BORAGINACEAE*) FROM THE WESTERN UKRAINE

Описывается новый для науки вид *Symphytum carpaticum* из Западной Украины, относящийся к секции *Symphytum*.

Летом 1979 г. в окрестностях г. Каменец-Подольска Н. П. Фроловой были собраны растения, определенные первоначально как *Symphytum officinale* L. Детальное изучение этих растений в условиях интродукционного питомника, гибридологический анализ и анализ гербарного материала позволили установить их видовую самостоятельность. Ниже приводится описание нового вида.

Symphytum carpaticum Frolov sp. nov (sect. Symphytum). — *S. officinale* var. *purpureum* Pers. 1805, Syn. Pl. 1 : 161; DC. 1844, Prodr. 10 : 37; Kuzn. 1910, Mem. Acad. Sci. Petersb. 25, 5 : 66; М. Попов, 1953, Фл. СССР, 19 : 290. — Окопник карпатский.

Planta parennis, caudice ramoso, setulis mollibus rectis sat sparse pubescens. Caules 70—150 cm alti, erecti, simplices, costata of vittas mesophyllia basi foliorum decurrentes, alis 5—10 mm latis. Folia caulina inferiora late lanceolata vel acuminate late ovata, 20—40 cm longa, 10—20 cm lata, in petiolum alatum 20—30 mm latum in caulem valde decurrentum basi angustata; superiora lanceolata vel oblongo-lanceolata, 15—25 cm longa, 7—10 cm lata. Cincinni apice caulis in thyrsum congesti. Pedicelli 7—12 mm longi. Calyx 14—17 mm longus, ad 1/2—3/4 dissectus, dentibus lanceolato-triangularibus vel triangularibus. Coralla purpurea, limbo infundibuliformi lato, 17—20 mm longa, fornicibus triangularibus. Anthara 3.5—5.5 mm longa, filamentum 1.8—3.0 mm longa. Nutlets 7—9× ×2—3 mm. Eremi incurvati, triangulares, nigri, subleves, 3.2—5.6 mm longi, 3.8—5.3 mm alti; cicatrix basalis, orbicularis, ab axi remota, eremo subduplo brevire, anulo inconspicuo levi, nitido. Caruncula parva, triangularis, subreflexa.

T y p u s: Ucraina, in viciniis opp. Kamenetz-Podolsk, fruticeta in valle fluminis inundata, 30 VI 1979, N 135, N. P. Frolova et Yu. M. Frolov (LE).

A f f i n i t a s. A *S. officinali* L., cui affine est, caule simplici late alato, corolla purpurea, eremis triangularibus, anulo insertionis inconspicuo, carunculae dimensionibus formaque differt.

Habitat in vallibus fluminum, secus rivulas et lacus, in salicetis, in regionibus montanis inferiore et media.

D i s t r i b u t i o. Alpes, Carpathes, paeninsula Balcanensis.

Растение многолетнее, с ветвистым каудексом, довольно рассеянно опушенное прямыми мягкими щетинками. Стебли 70—150 см выс., прямостоячие, неветвящиеся, ребристые от нисбегающих полосок мезофилла с широкими, 5—10 мм шир., крыльями. Нижние стеблевые листья широколанцетные или заостренно-широкояйцевидные, 20—40 см дл., 10—20 см шир., в основании суженные в крылатый черешок 20—30 мм шир., сильно нисбегающий на стебель; верхние — ланцетные или продолговато-ланцетные, 15—25 см дл., 7—10 см шир. Завитки на верхушке стебля образуют сложное соцветие — тирс. Цветоножки 7—12 мм дл. Чашечка 14—17 мм дл., до 1/2—3/4 рассеченная, с ланцетно-треугольными или треугольными зубцами. Венчик пурпурный, с широким воронковидным отгибом, 17—20 мм дл., сводики треугольные. Пыльники 3.5—5.5 мм дл., тычиночные нити 1.8—3.0 мм дл. Сводики 7—9×2—3 мм. Эремы изогнутые, треугольные, черные, блестящие, почти гладкие, 3.2—5.6 мм дл., 3.5—5.3 мм выс.; цикатрикс базальный, округлый, смещенный от оси в сторону, превышающий половину длины эрема, кольцо прикрепления не выражено, поверхность его гладкая, блестящая. Карункула небольшая, треугольной формы, слегка отогнутая назад.

Т и п: УССР, окрестности г. Каменец-Подольска, кустарники в пойме реки, рудеральное место, 30 VI 1979, № 135, Н. П. Фролова и Ю. М. Фролов (LE).

Р о д с т в о. От ближайшего вида *S. officinale* L. отличается неветвящимся ширококрылым стеблем, пурпурной окраской венчика, эремами треугольной формы, невыраженностью кольца их прикрепления, меньшими размерами и треугольной формой карункулы.

Обитает в поймах рек, по берегам ручьев и озер, в ивняках в нижнем и среднем горных поясах.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Альпы, Карпаты, Балканы.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 6 VI 1986.

УДК 582.571.2 Бот. журн., т. 72, № 10

Н. К. Ковтонюк

РОД *LUSULA* (*JUNCACEAE*) В СИБИРИ

N. K. KOVTONYUK. THE GENUS *LUZULA* (*JUNCACEAE*) IN SIBERIA

На основе изучения структуры поверхности семян видов рода *Luzula* с помощью сканирующего электронного микроскопа уточняется система этого рода. Предлагается выделить в секции *Anthelaea* новые подсекции — *Tundricolae* и *Confusae*. Изменяется статус 2 таксономических единиц.

До настоящего времени общепринятой системы рода *Luzula* DC. нет, хотя систематики придерживаются в основном деления рода на 3 группы, придавая им различный таксономический ранг — от подрода до секции. Автор первой системы A. Grisebach (1845) делил род на 3 секции: *Pterodes*, *Anthelaea* и *Gymnodes*. F. Buchenau (1906) возводит эти секции в ранг подродов. В. И. Кречетович и Н. Ф. Гончаров (1935), придерживаясь подродового деления, дополняют систему 11 рядами и 3 циклами. В. С. Новиков (1976, 1985) возвращается к секционному делению рода *Luzula*. Для 31 вида рода *Luzula* флоры Европы J. Chrtek и B. Křisa (1980) предлагают систему, состоящую из 3 подродов и 4 секций.

Сравнение различных систем рода *Luzula* показало, что объем секций не всегда постоянен. Например, *Luzula confusa* Lindeb. Новиков относит (1976) к секции *Luzula*, а в более поздней его работе (Новиков, 1985) этот же вид включен в секцию *Anthelaea*.

При характеристике различных таксонов рода *Luzula* в качестве диагностических признаков указывали следующие: форма соцветия, наличие или отсутствие придатка семени, размеры придатка, форма корневища, размеры листовой пластинки и форма ее вершины.

Л. Р. Петрова и А. Г. Вовк (1984) провели сравнительное изучение структуры поверхности семян 3 видов рода *Luzula* и 5 видов рода *Juncus* L. с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), установив, в частности, что у видов рода *Luzula* характер поверхности зрелого семени определяется особенностями структуры наружной эпидермы наружного интегумента.

Проведенные ранее исследования по роду *Juncus* (Ковтонюк, 1986), а также по другим семействам (Беляев, 1984; Бузунова, 1986) показали целесообразность использования данных СЭМ по структуре поверхности семян в целях систематики.

Задачей нашей работы было с помощью СЭМ исследовать структуру поверхности семян сибирских представителей рода *Luzula*, выявить новые диагностические признаки и на их основе усовершенствовать систему рода.

В качестве материала для анализа были взяты сухие семена 11 видов рода *Luzula*, произрастающих в Сибири. Исследования проводили с помощью СЭМ модели Hitachi-HHS-2R. После обезжиривания в 96%-м спирте семена приклеивали на металлическую фольгу клеем «Момент», фольгу в свою очередь крепили на латунный столик специальным клеем. После этого материал в вакуумной установке напыляли медью. Съемку проводили на фотопленку 60 мм шир. и чувствительностью 65 единиц ГОСТ. Семена одного вида брали из нескольких географических точек, по 3—7 шт из каждой точки.

Фотографии семян, сделанные с помощью СЭМ при разном увеличении (в 25—1000 раз), помогли выявить стабильные диагностические признаки и уточнить объем секций рода *Luzula*. Как оказалось, при разном увеличении выявляются диагностические признаки различного таксономического уровня, а именно: а) на секционном уровне — форма семени, наличие или отсутствие придатка (увел. 25—150); б) на подсекционном уровне — поверхность семени, форма клеток наружной эпидермы наружного интегумента (увел. 150—300); в) на видовом уровне — форма и размеры клеток наружной эпидермы наружного интегумента (увел. 500—1000).

На основе использования этих признаков построена система сибирских представителей рода *Luzula*. Вслед за Новиковым (1976) автор придерживается секционного деления рода, при этом объем секций уточняется и предлагаются дополнительные диагностические признаки.

Род *Luzula* DC.

Л е к т о т и п: *L. campestris* (L.) DC.

Секция 1. *Pterodes* Griseb. — Семена с изогнутым придатком (карункулой) наверху, почти равным по длине семени.

Л е к т о т и п: *L. forsteri* (Smith) DC.

Включает 2 вида: *L. pilosa* (L.) Willd. и *L. rufescens* Fisch. ex E. Mey. Клетки наружной эпидермы этих видов 4—6-угольные, вытянутые. У *L. pilosa* они выпуклые (табл. I, *2*, *3*), у *L. rufescens* — вогнутые, с несколько приподнятыми краями (табл. I, *5*, *6*). На фотографиях хорошо видна белая, мучнистая карункула (табл. I, *1*, *4*), которая образуется за счет разрастания наружного интегумента в области халазы и содержит капельки жира и одиночные крахмальные зерна (Вовк, 1985). Благодаря содержанию этих питательных веществ распространению семян видов рода *Luzula* способствуют муравьи, которым карункула служит пищей.

Секция 2. *Anthelaea* Griseb. — Семена при основании с пучком мелких волоконец, наверху со слабовыраженным придатком. Листья 2—15 (20) мм шир., от плоских заостренных до шиповидно заостренных.

Л е к т о т и п: *L. sylvatica* (Huds.) Gaudin.

Включает следующие виды: *L. parviflora* (Ehrh.) Desv., *L. wahlenbergii* Rupr., *L. confusa* Lindeb., *L. tundricola* Gorodk. ex V. Vassil., *L. camtschadalorum* (Sam.) Gorodk. ex Kryl.

Как показали проведенные исследования, у семян *L. confusa* (табл. II, *21*, *22*), *L. tundricola* (табл. I, *14*, *15*) и *L. camtschadalorum* (табл. II, *18*, *19*) при основании есть пучки мелких волоконец, так же как у семян *L. parviflora* (табл. I, *7*, *8*) и *L. wahlenbergii* (табл. I, *10*, *11*). На основании этого мы относим перечисленные виды к секции *Anthelaea*. Ранее некоторые авторы включали *L. confusa* в секцию *Luzula* (Новиков, 1976) или в секцию *Nivalis* подрода *Luzula* (Chrtek, Křisa, 1980). *L. tundricola* также относили к секции *Luzula* (Новиков, 1985). Кречетович и Гончаров (1935) включали *L. camtschadalorum* и *L. confusa* в подрод *Gymnodes* (Griseb.) Buchenau (синоним секции *Luzula*), не замечая при этом пучок волоконец на конце семян этих видов. В отношении *L. parviflora* и *L. wahlenbergii* таких сомнений не возникало, все авторы относили их к секции или подроду *Anthelaea* на том основании, что семена этих видов имеют пучок волоконец на конце. При внимательном рассмотрении семян под бинокулярной лупой (желательно на темном фоне) у всех видов ожики данной секции заметен пучок волоконец на конце, еще лучше он виден на СЭМ.

Нас заинтересовал вопрос, какую функцию выполняет пучок волоконец на конце семени ожик? Оказалось, что если на фильтровальной бумаге смочить семена каплей воды, то после высыхания воды волоконца довольно прочно прикрепляются к субстрату и тем самым способствуют распространению семян. Если у ситников, как правило, в коробочке несколько десятков семян, то у ожик в коробочке только 3 семени, и каждое из них представляет большую ценность для вида, тем более что семена ожик секции *Anthelaea* вряд ли привлекают внимание муравьев, так как не имеют столь выраженного мучнистого придатка, как ожики из секции *Pterodes* или *Luzula*.

Сравнивая между собой фотографии структуры поверхности семян видов секции *Anthelaea*, следует отметить, что при увеличении в 500—1000 раз признаки поверхности семян видоспецифичны. По характеру структуры поверхности семян эти виды делятся на 3 группы.

1. *L. parviflora* и *L. wahlenbergii*: клетки эпидермы неправильной формы, гребневидно-складчатые, причем у *L. parviflora* поверхность семени более сглаженная (табл. I, *9*), чем у *L. wahlenbergii* (табл. I, *12*, *13*).

2. *L. camtschadalorum* (табл. II, *20*) и *L. tundricola* (табл. I, *16*, *17*): клетки эпидермы неправильной формы, поверхность семян гребневидно-переплетенная.

3. *L. confusa* (табл. II, *23*, *24*): клетки эпидермы полигональной формы, границы их выпуклые, валикообразные.

Выделенные группы различаются по ряду морфологических признаков. В связи с этим мы предлагаем в секции *Anthelaea* выделять 3 подсекции.

Subsect. 1. Parviflorae Kovtonjuk subsect. nov. — Ser. *Parviflorae* V. Krecz.

1935, Фл. СССР, 3 : 566, descr. ross. — Inflorescentia diffuso-paniculata, flores numero 1—2 (3) apicibus ramorum aggregati.

Typus: *L. parviflora* (Ehrh.) Desv.

Соцветие раскидисто-метельчатое, цветки в числе 1—2 (3) собраны на концах веточек.

Тип: *L. parviflora* (Ehrh.) Desv.

Включает *L. parviflora*, *L. wahlenbergii* и, возможно, *L. melanocarpa* (Michx.) Desv., *L. piperi* (Cov.) Jones (дальневосточно-североамериканские виды).

Subsect. 2. Tundricolae Kovtonjuk subsect. nov. — Inflorescentia paniculata, flores numero 3—10 in fasciculos ovoideos vel globosos aggregati.

Typus: *L. tundricola* Gorodk. ex V. Vassil.

Соцветие метельчатое, цветки в числе 3—10 собраны в яйцевидные или шаровидные пучки.

Тип: *L. tundricola* Gorodk. ex V. Vassil.

Включает *L. tundricola*, *L. camtschadalorum* и, возможно, дальневосточно-североамериканские виды *L. beringensis* Tolm., *L. unalaschkensis* (Buchenau) Satake.

Subsect. 3. Confusae Kovtonjuk subsect. nov. — Inflorescentia capitata, ex 1—2 capitolorum composita. Capitula florum fasciculos 1—3 (5) gerunt.

Typus: *L. confusa* Lindeb.

Соцветие головчатое, состоящее из 1—2 головок. Головки несут по 1—3 (5) пучков цветков.

Тип: *L. confusa* Lindeb.

Включает *L. confusa* и, возможно, европейский вид *L. arcuata* (Wahlenb.) Sw.

Sect. 3. *Luzula*. — Семена у основания с б. м. развитым придатком, без пучка волоконец. Листья плоские или желобчатые, заостренные или мозолисто-утолщенные, 1.5—5 мм шир.

Тип: лектотип рода.

В Сибири секция представлена 4 видами. Различия между видами по форме соцветия, размерам придатка семени, структуре поверхности семян позволяют нам выделить 3 подсекции.

Subsect. 1. *Luzula*. — Соцветие головчатое или зонтиковидное, семена с мучнистым придатком в $^{1}/_{5}$—$^{1}/_{4}$ длины семени.

Включает *L. sibirica*, V. Krecz. и *L. pallescens* Sw.

У *L. pallescens* клетки эпидермы 5—6-угольные, поверхность семени ровная, без выпуклостей (табл. II, 32, 33), а у *L. sibirica* клетки эпидермы 4—6-угольные, более вытянутые и выпуклые (табл. II, *29*, *30*).

В эту же подсекцию, вероятно, входят европейские виды *L. multiflora* (Retz.) Lej., *L. frigida* (Buchenau) Sam., *L. sudetica* (Willd.) Schult., а также дальневосточно-североамериканские виды *L. kjellmaniana* Miyabe et Kudo, *L. capitata* (Miq.) Kom., *L. kobayasii* Satake.

Subsect. 2. Alpinae (Chrtek et Křisa) Kovtonjuk stat. nov. —Sect. *Alpinae* Chrtek et Křisa, 1974, Preslia, 46, 3 : 211. — Cycl. *Stachyophora* V. Krecz. 1935, Фл. СССР, 3 : 570, descr. ross. — Соцветие колосовидное, поникающее, зачастую прерывистое. Семена с коротким придатком при основании.

Тип: *L. spicata* (L.) DC.

Включает *L. spicata* (L.) DC.

Клетки эпидермы 4—6-угольные, плоские, с четкими границами (табл. II, *34*, *36*).

Subsect. 3. Nivales Kovtonjuk subsect. nov. — Sect. *Nivales* Chrtek et Křisa 1980, Fl. Europ., 5 : 113, s. str. descr. angl. — Inflorescentia rotundo-vel oblongo-capitata, non ramosa vel capitulis lateralibus 1—2 in ranculos breves rectos dispositis.

Typus: *L. nivalis* (Laest.) Spreng.

Соцветие округло- или продолговато-головчатое, неразветвленное или с 1—2 боковыми головками на коротких, прямых веточках.

Тип: *L. nivalis* (Laest.) Spreng.

Включает *L. nivalis* (Laest.) Spreng.

Границы клеток эпидермы валикообразные, поверхность клеток слегка волнистая (табл. II, *25*—*27*).

ЛИТЕРАТУРА

Беляев А. А. Ультраструктура поверхности и некоторые морфологические характеристики семян представителей семейства *Campanulaceae.* — Бот. журн., 1984, т. 69, № 7, с. 890—898. — *Бузунова И. О.* Новая секция желтолепестных видов рода *Rosa* (*Rosaceae*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 4, с. 484—486. — *Вовк А. Г.* Семейство *Juncaceae.* — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные. Л.: Наука, 1985, с. 158—161. — *Ковтонюк Н. К.* Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* L. (*Juncaceae*) с помощью сканирующего электронного микроскопа. Деп. в ВИНИТИ 18.11.1986, № 7861-В86. — *Кречетович В. И., Гончаров Н. Ф.* Ситниковые — *Juncaceae* Vent. — В кн.: Флора СССР. Т. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 504—576. — *Новиков В. С.* Род Ожика — *Luzula* DC. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, с. 76—83. — *Новиков В. С.* Род Ожика — *Luzula* DC. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л.: Наука, 1985, с. 79—88. — *Петрова Л. Р., Вовк А. Г.* Структура поверхности семян некоторых представителей сем. *Juncaceae.* — В кн.: Тез. I Всесоюз. конф. по анатомии растений. Л.: Наука, 1984, с. 127—128. — *Buchenau F. Luzula* DC. — In: Engler, Pflanzenreich, 25 (IV, 36). 1906, p. 42—98. — *Chrtek J., Křisa B. Luzula* DC. — In: Flora Europaea. Vol. 5. U. K.: Cambridge Univ. Press, 1980, p. 111—116. — *Grisebach A.* Spicilegium florae rumelicae et bithunicae. Brunsvigae, 1845, vol. 2, p. 404—405.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 11 VIII 1986.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.43)

С. В. Саксонов

СЕМЬ ВИДОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ САМАРСКОЙ ЛУКИ, НОВЫХ ДЛЯ ФЛОРЫ КУЙБЫШЕВСКОЙ ОБЛАСТИ

S. V. SAKSONOV. SEVEN PLANT SPECIES FROM SAMARA RIVER BEND NEW FOR THE KUIBYSHEV REGION FLORE

Приведены сведения о новых видах флоры Куйбышевской обл., обнаруженных на территории Самарской Луки.

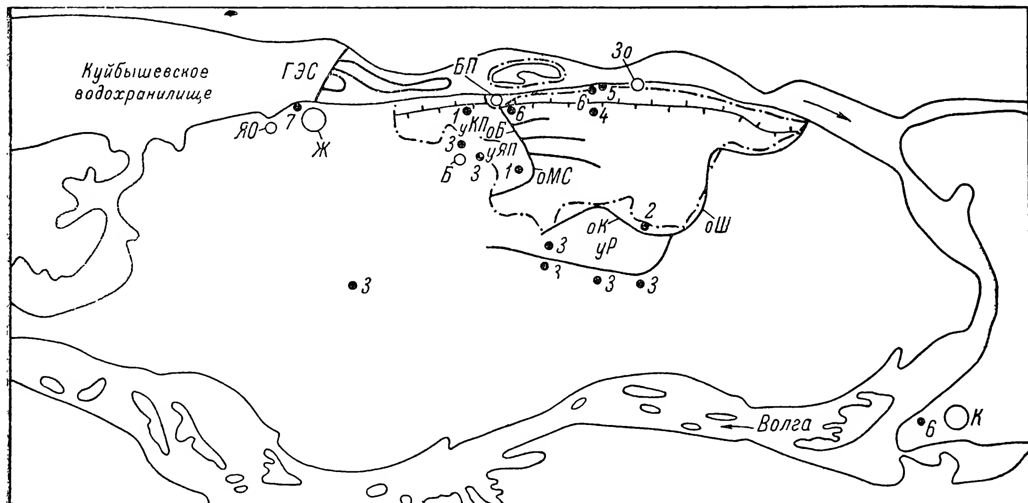
Продолжающиеся флористические исследования в Жигулях, на Самарской Луке, проводимые сотрудниками Жигулевского государственного заповедника (ЖГЗ), позволили выявить 7 видов высших растений, новых для флоры Куйбышевской обл. Все флористические находки объединены в 2 группы. В первую вошли растения коренной флоры (аборигены), не выявленные исследователями-ботаниками ранее в силу малочисленности представителей вида или скрытности их мест произрастания (ранее не учтенные виды растений) (см. рисунок).

1. *Corydalis intermedia* (L.) Merat. — Собран 11 V 1984 в ЖГЗ под пологом кленовника на северном склоне главного Жигулевского хребта в 1.5 км западнее пос. Бахилова Поляна; 17 V 1985 — в осиннике по днищу оврага Медвежьи Сосны. По-видимому, вид распространен в лесной части Самарской Луки шире. Внешнее сходство с массовым видом *C. solida* (L.) Clairv., совместное произрастание в одних и тех же биотопах, совпадение сроков цветения затрудняют обнаружение растения, делают его легкопросматриваемым. Ближайшим местом произрастания вида является Ульяновский р-н Ульяновской обл., где *C. intermedia* произрастает в широколиственных и сосново-широколиственных лесах и является очень редким растением (Благовещенский и др., 1984).

2. *Digitalis grandiflora* Mill. — Собран 7 VIII 1985 М. Е. Терентьевой в центральной части Самарской Луки (на территории государственного природного национального парка «Самарская Лука») в низовьях Кочкарного оврага. Ближайшим местом произрастания вида является Городищенский р-н Пензенской обл. (Спрыгин, 1936; Солянов, 1980). Обнаружен вид и в Инзенском р-не Ульяновской обл. (Благовещенский и др., 1984).

3. *Gagea mirabilis* Grossh. — Собран 11 V 1984 на суходольных лугах Большого Каменного поля; 26 IV 1984 — на Ягодном поле в окрестностях с. Бахилово. Наибольшее число растений данного вида выявлено в центральной части Самарской Луки в урочище Рынок — плоском водоразделе между Ширяевским и Кочкарским оврагами. В условиях Самарской Луки произрастание *G. mirabilis* приурочено к луговым участкам, где скапливаются талые воды (западины).

Вид описан А. А. Гроссгеймом в 1935 г. по сборам Ф. Н. Русанова из Казахстана. Распространен в Западной Сибири в Иртышском, в Средней Азии в Арало-Каспийском флористических районах, в европейской части СССР на востоке Заволжья: Куйбышевская обл. и Башкирская АССР (Давлианидзе, 1979). Однако указание на произрастание этого вида в Заволжье подвергается сомнению. В Башкирии растение собиралось П. Н. Овчинниковым в Уфимском р-не близ дер. Екатериновки (Проскуряков, 1929). Гроссгейм (1935 : 89) по этому поводу замечает: «Экземпляры, собранные Овчинниковым в Уфим-



Места нахождения растений на Самарской Луке.

I — граница заповедника, *II* — главный Жигулевский хребет, *III* — долины оврагов. *Б* — с. Бахилово, *БП* — пос. Бахилова Поляна, *Ж* — г. Жигулевск, *Зо* — пос. Зольное, *К* — г. Куйбышев, *оБ* — овраг Бахиловский, *оМС* — овраг Медвежьи Сосны, *оШ* — овраг Ширяевский, *уКП* — урочище Каменное поле, *уР* — урочище Рынок, *уЯП* — урочище Ягодное Поле, *ЯО* — пос. Яблоневый Овраг, *оК* — овраг Кочкарка. Цифрами на схеме обозначены места произрастания растений: *1* — *Corydalis intermedia*, *2* — *Digitalis grandiflora*, *3* — *Gagea mirabilis*, *4* — *Rosa glabrifolia*, *5* — *Borago officinalis*, *6* — *Galinsoga parviflora*, *7* — *Senecio viscosus*.

ском р-не, представляют обрывки одного растения и точное определение их невозможно». Нет этого вида и в «Определителе растений Башкирской АССР» (1966). Для Куйбышевской и сопредельных областей этот вид также не приводится (Маевский, 1964; Терехов, 1969; Плаксина и др., 1978; Мозговая и др., 1979; Благовещенский и др., 1984).

Таким образом, *G. mirabilis* является новым видом для флоры всего Центрального района европейской части СССР. Материал по данному виду просмотрен и определен И. Г. Левичевым.

4. *Rosa glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr. — Собран 12 VII 1984 на главном Жигулевском хребте в районе горы Стрельной. Этот критический вид произрастает в степной и лесостепной зонах Европы и Западной Сибири. Схож с близкородственным видом *R. majalis* Herrm. (Маевский, 1964), однако не тождествен ему (Сааков, Фишер, 1954; Черепанов, 1981; И. О. Бузунова по материалам гербария БИНа (LE)).

Ко второй группе отнесены виды растений, получившие широкое распространение в нарушенных растительных сообществах в результате хозяйственной деятельности человека (заносные виды растений).

5. *Borago officinalis* L. — Собран 17 VII 1984 в охранной зоне ЖГЗ в огороде, расположенном на надпойменной террасе р. Волги в 5 км восточнее пос. Бахилова Поляна. Ближайшее место произрастания указано для Ульяновского р-на Ульяновской обл., где встречается редко (Благовещенский и др., 1984).

6. *Galinsoga parviflora* Cav. — Собран 12 VIII 1985 у подножия Малой Бахиловой горы Н. И. Костылевой; 20 VIII 1985 — в охранной зоне ЖГЗ в 5 км восточнее пос. Бахилова Поляна. Летом 1986 г. растение отмечалось на газонах площади им. Д. Ф. Устинова в г. Куйбышеве.

7. *Senecio viscosus* L. — Собран 7 VII 1984 на бичевнике Куйбышевского водохранилища между г. Жигулевском и пос. Яблоневым Оврагом, где произрастал в незначительном количестве.

Номенклатура приведенных видов дана по С. К. Черепанову (1981).

Гербарные образцы хранятся в фондах Жигулевского государственного заповедника. Часть дубликатов передана в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Куйбышевский областной музей краеведения.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С. и др. Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 391 с. — *Гроссгейм А. А.* Род Гусиный лук — *Gagea* Salisb. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 61—112. — *Давлианидзе М. Т.* Род Гусиный лук — *Gagea* Salisb. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 220—231. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР / Под ред. Б. К. Шишкина. Л.: Колос, 1964. 879 с. — *Мозговая О. А., Матвеев В. И., Кропотов С. К.* Сосудистые растения Куйбышевской области. — В кн.: Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1979, с. 72—110. — *Определитель* растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966. 496 с. — *Плаксина Т. И., Тезикова Т. В., Гусева Л. Н.* Гербарий Куйбышевского областного музея краеведения. — В кн.: Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1978, с. 76—93. — *Проскуряков Е. И.* Род Гусиный лук — *Gagea* Salisb. — В кн.: Флора юго-востока европейской части СССР. Вып. 3. Л.: Изд-во Главного ботанического сада, 1929, с. 341—346. — *Сааков С. Г., Фишер О. В.* Род Роза — *Rosa* L. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 616—690. — *Солянов А. А.* Редкие и исчезающие виды растений Пензенской области, задачи их изучения и охраны. — В кн.: Охрана и рациональное использование естественных ресурсов Пензенской области. М.: Изд-во Пензенского отдела ВГО, 1980, с. 41—47. — *Спрыгин И. И.* О некоторых лесных реликтах Приволжской возвышенности. — Учен. зап. Казан. ун-та. Ботаника, 1936, т. 96, кн. 6, вып. 3, с. 67—117. — *Терехов А. Ф.* Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. Куйбышев: Кн. изд-во, 1969. 463 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Жигулевский государственный заповедник, пос. Бахилова Поляна.

Получено 11 XI 1986.

УДК 581.9 (574.3) Бот. журн., т. 72, № 10

А. Н. Куприянов, В. Г. Михайлов

НОВОЕ НАХОЖДЕНИЕ *EPIPOGIUM APHYLLUM* (*ORCHIDACEAE*)

A. N. KUPRIJANOV, V. G. MIKHAJLOV. NEW FINDING OF THE *EPIPOGIUM APHYLLUM* (*ORCHIDACEAE*)

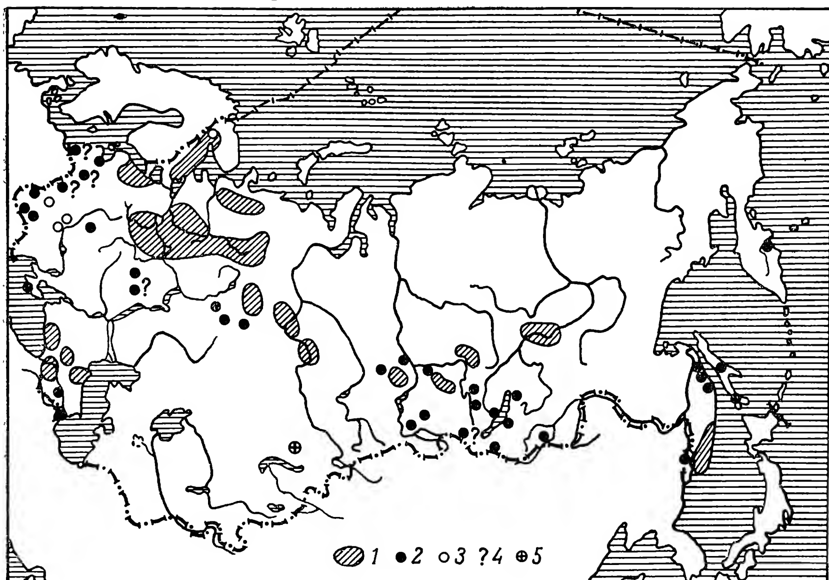
Описано новое местонахождение *Epipogium aphyllum*.

В гранитных низкогорьях Центрального Казахстана найдена чрезвычайно редкая сапрофитная орхидея *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw., включенная в Красную книгу СССР (1985).

Это растение имеет северо-палеоарктический ареал. Единичные местонахождения *E. aphyllum* расположены в европейской части СССР, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Алтае и Дальнем Востоке (Невский, 1935; Котухов Ю. А., 1968; Красная книга СССР, 1985).

В известных местообитаниях растение встречается под пологом хвойных или смешанных лесов. Имеются довольно подробные экологическое и ценотическое описания местообитания *E. aphyllum*, расположенного в горах над Ялтой (Лукс, 1969). Растения были обнаружены в верхней части лесного пояса, представленного буком (*Fagus taurica* Popl.) и кустарниковым тиссом (*Taxus baccata* L.). Ю. А. Котухов (1968) обнаружил *Epipogium aphyllum* на территории Восточно-Казахстанской обл. в долине р. Белая Уба под пологом смешанного леса.

Мы нашли *E. aphyllum* на территории Карагандинской обл. в горах Кент (4 VIII 1986) на кочкарном болоте, поросшем смешанным лесом (см. рисунок). Основными лесообразующими породами являются *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh. и *Populus tremula* L. Подлесок состоит из *Salix bebbiana* Sarg. и *Ribes nigrum* L., по опушкам встречаются *Lonicera pallasii* Ledeb. и *Rosa acicularis* Lindl. Кочки образованы довольно редкой в Центральном Казахстане *Carex omskiana* Meinsh. На них поселяются мезофитные растения — *Geum rivale* L., *Rubus saxatilis* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Serratula coronata* L. Между кочками встречаются *Moneses uniflora* (L.) A. Grey, *Parnassia palustris* L., *Equisetum arvense* L., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó,



Распространение *Epipogium aphyllum* на территории СССР (Красная книга СССР, 1985).
1 — область распространения, *2* — местонахождение, *3* — исчезнувшие местонахождения, *4* — спорные местонахождения, *5* — новое местонахождение в Центральном Казахстане.

Ranunculus polyanthemos L. В пойме лесного ручья найден *Botrychium lunaria* (L.) Sw.

Было обнаружено 4 экземпляра *Epipogium aphyllum*, один из которых имел 2 цветущих побега, остальные — по одному, выходящему из коралловидного корневища. Площадь расселения вида ограничена узкой полосой, достаточно увлажненной со стороны подступающих опушек, но не затопляемой водами протекающего в глубине болота ручья. В местах произрастания *E. aphyllum* растительный покров изрежен, проективное покрытие —30—40 %. Почва лугово-болотная, рыхлая, с большим количеством включений из неперегнивших стволов и корней лиственных деревьев. Растения имели высоту 13—30 см, на стеблях было от 1 до 3 цветков диам. 1.2—1.8 см. Судя по литературным данным, размеры найденных растений несколько больше, чем в Крыму (Лукс, 1969).

Проникновение *E. aphyllum* в горы Центрального Казахстана произошло в плейстоцене, когда движущиеся с севера и востока ледники оттеснили темнохвойные леса и приспособившиеся к холоду элементы третичных лиственных лесов далеко на юг. В это время огромные пространства Казахстана были заняты холодными пустынями и единственными убежищами мезофитных растений явились гранитные низкогорья (Шумилова, 1962). Глубокие ущелья, крутые склоны, матрацевидная структура гранитов создали условия для сохранения многих бореальных реликтов — *Rubus saxatilis* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Moneses uniflora*.

Нахождение реликтового бореального-альпийского комплекса растительности в зоне сухих степей представляет большой научный интерес и нуждается в охране. Это еще раз подчеркивает необходимость ускорения создания Каркаралинского природного парка с полным заповедыванием территории гор Кент.

ЛИТЕРАТУРА

Котухов Ж. А. Дополнение к «Флоре Казахстана». — Бот. мат. Алма-Ата, 1968, вып. 5, с. 15—19. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесн. пром-сть, 1985. 477 с. — *Лукс Ю. А.* О произрастании в Крыму сапрофитной орхидеи *Epipogium aphyllum* Sw. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 9, с. 1417—1421. — *Невский С. А.* Сем. *Orchidaceae* Lindl. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 596—730. — *Шумилова Л. В.* Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1962. 438 с.

Карагандинский ботанический сад
АН КазССР.

Получено 22 XII 1986.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 58.006 : 502.75 (479.22)

А. Г. Долуханов

К ВОПРОСАМ ОХРАНЫ И ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА В ЛАГОДЕХСКОМ И ДРУГИХ ЗАПОВЕДНИКАХ ГРУЗИИ

A. G. DOLUKHANOV. ON THE PROBLEMS OF PROTECTION AND STYDY OF THE PLANT WORLD OF THE LAGODEKHI RESERVATION AND OTHER RESERVATIONS OF GEORGIA

Обсуждается состояние охраны флоры и природной растительности в заповедниках Грузии. Особое внимание уделяется Лагодехскому заповеднику. Анализируются недостатки в заповедном деле. Отстаивается принцип жесткой резервации. Подчеркнуты необходимость ликвидации экологической неграмотности лиц, причастных к заповедному делу, необходимость сосредоточения исследований на изучении биоты заповедников, состояния и функционирования экосистемы, на мониторинге природной среды.

Рассматривая состояние охраны растительного мира в заповедниках Грузии, мы прежде всего должны ответить на вопросы о том, в какой мере заповедники отражают его многообразие и насколько они обеспечивают сохранность генофонда и ценотического богатства природной растительности республики.

Учитывая колоссальное разнообразие растительного покрова Грузии и наличие в нем большого числа узкоэндемичных растений, мы, разумеется, не можем рассчитывать на то, чтобы в заповедниках охранялись представители почти всех видов растений и всего многообразия ценотического состава республики. Это было бы нереальным. Вместе с тем нельзя не признать, что уровень представленности флоры и растительности в резерватах республики намного ниже того уровня, который должен быть. Приходится, к сожалению, констатировать, что, несмотря на относительно большое число заповедников (включая и объекты, формально именуемые заповедниками), сеть их этому требованию не удовлетворяет.

Значение отдельных заповедников Грузии как в ботанико-географическом, так и в других отношениях весьма различно. Из них Лагодехский является безусловно одним из наиболее ценных. Здесь на сравнительно небольшой площади (около 17 000 га) представлена растительность основных экосистем всех высотных уровней гор Большого Кавказа на склонах, обращенных к Алазано-Агричайской долине, а именно от предгорий с высотами около 400 м над ур. м. до водораздельного гребня Главного Кавказского хребта, достигающего 3450 м над ур. м. Таким образом, на протяжении по прямой всего около 12—13 км имеет место амплитуда высот в 3000 м. Климат здесь меняется от почти субтропического внизу до почти предельно холодного для сосудистых растений наверху. По высотному профилю, начиная снизу, растительность представлена предгорными лесами аккумулятивной равнины, горными лесами нижних, средних и верхних ступеней лесного пояса, пестрой по составу субальпийской растительностью, лугами альпийского пояса и редкотравьем субнивального. В связи с дробно расчлененным рельефом растительность каждой из высотных ступеней представлена различными формациями и значительным числом ассоциаций. В высокогорьях большую роль играет также и скально-осыпная растительность, в верхней и средней частях лесного пояса, а кое-где и в нижней — скальная.

Как ценотический состав, так и флора заповедника вполне репрезентативны

природной растительности и флоре обращенного к Алазанской долине склона Большого Кавказа протяженностью 220—230 км.[1]

Опубликованных работ о растительности заповедника довольно много, но большинство их касается отдельных вопросов. Работ, рассматривающих его растительность в целом, — мало, и они уже в значительной мере устарели (Долуханов, 1942; Мамисашвили, 1947, 1953, 1967). О флоре заповедника недавно вышла книга И. Я. Лачашвили и Г. В. Мамукелашвили (1986). В ней приводится 1102 вида, из которых около 100 — предположительно.

Учитывая недостаточную изученность флоры скалистых склонов малодоступных участков ущелий, можно полагать, что число видов сосудистых растений, произрастающих в заповеднике, несколько выше приводимого и, возможно, доходит до 1200.

Для целого ряда узкоэндемичных растений Лагодехский заповедник является классическим местонахождением. Причем некоторые из этих эндемиков впервые собраны здесь и описаны еще до установления заповедности. Отсюда описаны, например, *Gymnospermium smirnowii* (Trautv.) Takht., *Primula juliae* Kusn., *Gentiana lagodechiana* (Kusn.) Grossh., *Paeonia mlakosewitschii* Lamak., *P. lagodechiana* Kem.-Nath., *Galanthus lagodechianus* Kem.-Nath., *G. ketzkhovelii* Kem.-Nath., *Fritillaria lagodechiana* Charkev., *Campanula doluchanovii* Charadze, *Rubus kudagorensis* Sanadze, *R. cacheticus* Sanadze, *R. georgicus* Focke, *R. longipetiolatus* Sanadze, *R. charadze* Sanadze, *R. ketzkhovelii* Sanadze. Не все перечисленные виды в систематическом отношении равноценны. Наряду с очень хорошими видами есть и такие, видовой статус которых оспаривается. Но для сохранения генофонда важно обеспечить охрану не только так называемых хороших видов, но по возможности и все популяционное разнообразие. В этом отношении Лагодехский заповедник является несомненно очень ценным объектом. Внутривидовому варьированию способствует большое разнообразие климатических условий, а также и тот факт, что Лагодехский заповедник расположен в регионе, в котором проходят рубежи распространения многих видов. Как установлено и на ботаническом, и на зоологическом материале, по периферии ареалов возникают популяции, порою значительно отклоняющиеся от типичных форм.

В данном регионе имеет место столкновение представителей флористического элемента колхидского корня с видами элементов гирканского и дагестанского корней, т. е. представителей трех существенно различных флористических центров. Колхидские элементы находятся здесь вблизи восточных рубежей своего распространения, гирканские — вблизи западных границ ареалов, а дагестанские — у южных пределов. Из представителей колхидского корня здесь произрастают, например, *Vaccinium arctostaphylos* L., *Rhododendron luteum* Sweet, *Rh. caucasicum* Pall., *Trachystemon orientale* (L.) G. Don., *Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) N. Busch, *Aristolochia iberica* Fisch. et Mey., *Carex mingrelica* Kük., *Dryopteris alexeenkoana* Fomin; из гирканских — *Acer velutinum* Boiss., *Hedera pastuchowii* Woronow, *Cephalanthera caucasica* Kraenzl., *Veronica crista-galli* Stev., из представителей дагестанского центра в большом количестве встречаются и сильно варьируют *Scabiosa owerinii* Boiss., *Campanula argunensis* Rupr., а также редкие здесь *Campanula andina* Rupr., *Sobolewskia caucasica* (Rupr.) N. Busch, *Silene caucasica* (Bunge) Boiss., *S. daghestanica* Rupr., *Ranunculus arachnoideus* C. A. Mey.

Флора споровых растений заповедника пока исследована очень слабо. Несколько лучше изучена бриофлора, по которой имеется несколько опубликованных статей. По лихенофлоре, альгофлоре и микофлоре данных меньше.

Состояние охраны некоторых узкоэндемичных видов, в том числе и описанных из заповедника (например, *Primula juliae*, *Gentiana lagodechiana*, *Gymnospermium smirnowii*, *Paeonia mlakosewitschii*), вызывает беспокойство. Их по-

---

[1] Репрезентативность здесь рассматривается по отношению к естественной, мало нарушенной человеком флоре и растительности. К настоящему времени на различных участках гор и в различных высотных поясах растительность вне заповедника уже в значительной мере видоизменена деятельностью человека.

пуляции за последние несколько десятилетий сильно обеднели в связи с выкапыванием растений для пересадок в ботанические сады, в целях гербаризации из-за их декоративности, а клубней *Gymnospermium smirnowii* — и для лечебных целей. Это привело к тому, что почти во всех более или менее доступных частях заповедника одни виды истреблены, другие резко сократили численность. Наличие малодоступных скалистых ущелий пока способствует сохранению в заповеднике этих растений. Однако дальнейшее сокращение их численности, при ограниченности и разрозненности специфичных для них экологических ниш, может вызвать нарушение структур естественных популяций, а в дальнейшем — и вымирание вида.

Состояние охраны генофонда в значительной мере зависит от степени сохранности биогеоценотического покрова, которая далеко не во всех частях заповедника находится на одинаково высоком уровне.

Подгорные леса на террасах аккумулятивной равнины у выхода рек из ущелий в прошлом окаймляли в Алазанской долине все подножия гор Главного хребта на протяжении более 250 км. Когда-то они достигали тут пышного развития, были разнообразны по составу и своей самобытностью представляли несомненно большой ботанико-географический интерес. В настоящее время нигде, кроме Лагодехского заповедника, остатки таких лесов не сохранились, но и в нем последние их участки, несмотря на старания сотрудников заповедника, к сожалению, находятся в удручающем состоянии. Поскольку эта очень важная для охраны часть заповедника наиболее доступна для населения,[2] многочисленных заезжих посетителей и туристов, она находится под недопустимо высокой рекреационной нагрузкой. Недопустимо и то, что упавшие здесь деревья часто вывозятся на дрова. Кроме того, в недавнем прошлом природная растительность этих мест пострадала от беспрепятственного уничтожения плющей и мхов, заготовлявшихся в большом количестве для декоративных целей. В первые десятилетия нашего века местами здесь прошли ветровалы, чему отчасти способствовали предшествовавшие им кое-где выборочные рубки *Acer velutinum*. На местах ветровалов возникли более или менее одновозрастные, ныне еще сравнительно молодые, леса с доминированием граба.

Нижние ступени горно-лесного пояса на относительно лучше освещенных и суховатых экотопах по склонам южных румбов заняты главным образом грабово-дубовыми лесами (*Carpinus caucasica* Grossh., *Quercus iberica* Stev.), отчасти лесами более пестрого полидоминантного состава, в котором наряду с дубом и грабом участвуют *Fraxinus excelsior* L., *Tilia begoniifolia* Stev., *Castanea sativa* Mill., *Acer platanoides* L., *A. laetum* C. A. Mey., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. и др. Для них обычен подлесок из кизила, мушмулы, лещины и других кустарников. Флористически эти леса, особенно на крутых скалистых склонах, много богаче буковых, которые в нижней части лесного пояса гор тяготеют в основном к склонам северных экспозиций и более спокойным формам рельефа. Именно на этих высотах развиваются своеобразные, так называемые «мертвопокровные» бучины (Fageta nuda), под пологом которых даже и при сравнительно невысокой сомкнутости древостоя на площадях по нескольку тысяч квадратных метров можно не встретить ни одного сосудистого растения, за исключением всходов самого бука. Феномен «мертвопокровности» остается нераскрытым (Долуханов, Урушадзе, 1968). Выяснение этого загадочного явления быть может окажется очень важным для понимания некоторых сторон биологии леса. Пока можно только предполагать, что это связано с какими-то биотическими отношениями в зоне ризосферы и в условиях разложения опада. Характерно, что данные ассоциации букового леса строго связаны с определенным высотным положением в горах, они обычно не поднимаются выше 1100—1200 м над ур. м. Причем этот уровень остается неизменным в различных физико-географических, в том числе и климатических, условиях. Так как в данном подпоясе бук всюду подвергался рубкам, нетронутых участков «мертвопокровных» бучин уже почти не осталось. Поэтому в Лагодехском заповеднике они должны рассматриваться как важный объект охраны, нуждающийся в тщательном изучении.

---

[2] Нижняя часть заповедника непосредственно примыкает к густонаселенной части районного центра Лагодехи.

В той же нижней части горно-лесного пояса внимание ботаникогеографов не могут не привлекать своеобразные, специфичные для этой части гор леса на каменистых пролювиальных террасах в ущельях. В Лагодехском заповеднике отдельные участки таких лесов еще уцелели, тогда как на других склонах гор, обращенных к Алазанской долине, их, по-видимому, уже не осталось. Это большей частью полидоминантные леса с участием *Alnus barbata* C. A. Mey., *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus caucasica*, *Acer platanoides*, *A. velutinum*, *Ulmus glabra* Huds.,[3] *Tilia begoniifolia*, *Fraxinus excelsior*. До высоты около 750—780 м над ур. м. в них характерна также *Pterocaria pterocarpa* (Michx) Kunth. Все взрослые деревья в таких лесах по дну ущелий, как правило, почти до вершин увиты плющем Пастухова (*Hedera pastuchowii*). Для травяного покрова характерно видовое разнообразие папоротников. Нередко на одном небольшом участке можно насчитать их до 10 видов.

На средних и верхних ступенях лесного пояса, на не слишком крутых и не очень скалистых склонах почти всюду доминируют буковые леса, тогда как на очень крутых и каменистых преобладают леса различного состава, сильно варьирующие в зависимости от экотопа. Многие участки гор здесь малодоступны — это глубокие ущелья и овраги с крутыми скалистыми склонами. В таких местах передвигаться чрезвычайно трудно. В связи с этим растительность данной части лесного пояса мало тронута, а местами вовсе не тронута человеком. Тут сохранились участки в полном смысле спонтанно развивающегося девственного леса. Но эти леса в среднем относительно низкобонитетны, гетерогенные по составу и структуре, перемежаются с растительностью скалистых обнажений, поэтому богаче во флористическом отношении.

В верхней части лесного пояса (выше 1500—1600 м) местами в силу подавленности лесовозобновления чаще встречаются прогалины, поросшие крупными папоротниками (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Dryopteris oreades* Fomin, *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub и др.). Число таких прогалин за последние 20—30 лет несколько возросло в связи с гибелью ранее обычных в этом поясе деревьев ильма.

Природная растительность субальпийского пояса издавна нарушалась человеком, так как с нею связана важная кормовая база животноводства. В то же время субальпийскому поясу свойственно наибольшее ценотическое и флористическое разнообразие растительного мира по сравнению с другими частями заповедника, что особенно характерно для биогеоценозов переходной полосы (экотона) у верхней опушки леса.

Если обогащение флоры у нижней границы заповедника в значительной мере связано с проникновением сюда элементов сорной и другой несвойственной местным природным формациям растительности из антропогенно нарушенных экосистем, то в субальпийском поясе опушка леса богата главным образом аборигенными компонентами. Последнее делает растительный мир субальпийского пояса заповедника особенно важным резерватом природной флоры. Это же касается, конечно, и фауны.

Верхняя граница леса и в особенности граница субальпийских криволесий уже с давних пор, как и в большинстве остальных гор Кавказа, подвергалась снижению из-за антропогенного воздействия. После заповедования возвращение верхней опушки к ранее утраченным рубежам идет очень медленно, тогда как травяная растительность обезлесенных склонов быстро и сильно меняет свой облик. Однако засоренность лугов вдоль троп и в некоторых других местах остается значительной.

Луговая растительность альпийского пояса, особенно на высотах более 2750 м над ур. м., почти не меняется, что связано, с одной стороны, с непрекращающимся, хотя и несколько уменьшенным выпасом овец, с другой — с большей ценотической устойчивостью и меньшей динамичностью высокогорной плотнодерновинной растительности. Присутствие людей, домашнего скота, собак оттесняет с этих мест аборигенных животных, в особенности стада даге-

---

[3] Ильм еще недавно был характерным компонентом горных лесов Лагодехского заповедника, но к настоящему времени почти все взрослые экземпляры его погибли в связи с грибным заболеванием — «голландской» болезнью (*Graphium ulmi*).

станского тура, что, конечно, не может не влиять на состав флоры и растительности высокогорий. Каковы отличия современной растительности от той, которая могла быть тут при отсутствии антропогенных влияний, — установить невозможно в силу почти постоянного нарушения режима заповедности. Ниже 2700 м над ур. м. влияние выпаса овец ослабевает, но соседство людей и домашних животных все же не может не сказываться на естественных перемещениях диких копытных, а следовательно, и на растительности.

Субнивальная разреженная, в основном скально-осыпная растительность, развивающаяся на склонах гор выше 3050—3100 м над ур. м., не занимает в пределах заповедника больших площадей. Она бедна по видовому составу (не более 150 видов), но богата узкоэндемичными видами, интересна во флористическом и экологическом отношениях, почти не подвергается выпасу домашних животных, поэтому как в прошлом, так и сейчас развивается без существенного вмешательства со стороны человека.

Огромное значение Лагодехского заповедника для охраны биоты всех основных природных ландшафтов данного участка южного макросклона гор Большого Кавказа не вызывает никакого сомнения. В силу исторических причин, а с начала нашего века благодаря усилиям ученых и энтузиастов заповедного дела тут сохранены в малозатронутом, а местами и совсем не тронутом человеком состоянии экосистемы, многие из которых за пределами заповедника исчезают или уже исчезли. Заостряя внимание на некоторых недочетах в охране важных объектов природной растительности, мы хотим предупредить повторение отдельных ошибок, далеко не всегда зависящих от коллектива работников самого заповедника.

Научная работа в Лагодехском заповеднике затруднена прежде всего из-за отсутствия лабораторий, жилых помещений и ряда других необходимых для ее проведения условий.

Основным недостатком, сильно отразившимся и на таком, казалось бы, образцовом в Закавказье заповеднике, как Лагодехский, является все еще ненормальное отношение к заповедному делу, непонимание роли заповедников для будущих поколений человечества, задач и смысла исследований, которые должны осуществляться на их базе. На заповедники смотрят зачастую как на украшение, почти полностью игнорируя их основную деловую значимость. Подобное отношение отражается порою и в публикациях, и в телевизионных передачах.

Все это связано прежде всего с экологической неграмотностью и не только административных лиц, от которых тоже многое зависит, но даже и некоторых специалистов, обязанных разбираться в таких вопросах.

Из остальных заповедников Восточной Грузии наиболее важными для охраны растительного мира являются Бацарский и Вашлованский. Первый из них был организован для охраны тисса (*Taxus baccata* L.), древостои которого считались в этом месте священной рощей и до заповедования веками охранялись населением. В настоящее время их можно считать, по-видимому, лучшими по сохранности во всей западной части Евразии. Этим, разумеется, не ограничивается значение Бацарского заповедника. Он важен для охраны флористического и ценотического комплексов лесной растительности в верховьях Алазани. Находясь почти в 100 км к северо-западу от Лагодехского заповедника, Бацарский служит хорошим к нему дополнением. В нем, в частности, несколько лучше представлен колхидский элемент флоры.

Вашлованский заповедник — это прекрасный резерват относительно хорошо сохранившихся фисташниковых и арчевых редколесий. Расположен он в семиаридной зоне в полосе сухостепной и полупустынной растительности крайне восточной части Грузии в междуречье Иори и Алазани, недалеко от слияния этих рек. Для него характерно совершенно иное, нежели во всех остальных заповедниках Грузии флористическое и биогеоценотическое содержание. Основными компонентами древесной растительности здесь являются *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., *Juniperus foetidissima* Wild., *J. polycarpos* C. Koch. В наиболее труднодоступных местах уцелели небольшие участки не тронутых человеком можжевеловых редколесий, достигающих кое-где значительной сомкнутости. Для растительности Вашлованского заповедника характерно почти полное

отсутствие представителей лесной растительности (не только в древесном, но также в кустарниковом и травяном ярусах), что вызвано, по-видимому, оторванностью заповедника от ближайших лесных урочищ. Этим растительность редколесий Вашлованского заповедника по флористическому и ценотическому составу отличается от других гемиксерофильных редколесий Восточного Закавказья, развивающихся в полосе контакта лесной растительности с безлесной нагорно-ксерофильной.

К сожалению, режим заповедности в Вашлованском заповеднике временами нарушается выпасом скота и сопровождающими его вмешательствами в природную среду. Неблагоприятно влияет также обработка окружающих территорий химикатами, вызывающая обеднение фауны, что в свою очередь нарушает естественные процессы функциональных взаимосвязей растительного мира заповедника с остальными компонентами биоты охраняемых экосистем.

Растительность Боржомского объекта, считающегося заповедником, представлена горными буковыми и еловыми, местами елово-пихтовыми и сосновыми лесами с *Fagus orientalis*, *Picea orientalis* (L.) Link, *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach, *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch. Этот заповедник мог бы занимать одно из почетных мест в заповедной сети республики, но, к сожалению, как памятник природы он в значительной мере обесценен и остался «заповедником» только на бумаге. Вначале борьба с лубоедом (Dendroctonus micans Kugel.) сопровождалась интенсивным использованием ядохимикатов, а затем начались массовые рубки с разрушительной для лесной растительности гор тракторной вывозкой леса.

Природа Колхиды крайне сложна. Она достойна того, чтобы детально обсудить вопросы охраны ее растительного мира. Сейчас мы лишь очень кратко можем остановиться на существующем положении.

Как по размерам, так и по разнообразию растительности наиболее значительным здесь является Рица-Аватхарский «заповедник» (иначе как в кавычках его нельзя называть заповедником). То положение, которое здесь сложилось и продолжает оставаться, может только дискредитировать понятие о заповедниках. Однако на его территории местами еще уцелели интересные и ценные для охраны природные комплексы. Их необходимо выделить для строгого заповедования. Уже давно на это указывалось, в том числе и в лесоустроительных отчетах.

В Гумистинском заповеднике в отличие от Рица-Аватхарского растительный покров представлен в основном широколиственными лесами. Он репрезентативно отражает местные особенности типично колхидских вариантов буковых, дубовых, каштановых и других листопадных лесов. Современное состояние охраны коренной растительности в нем несколько более благополучно, нежели в Рица-Аватхарском.

Пицундская группа заповедных участков (пицундская сосновая роща, участки самшитников, мюссерские и лидзавские дубравы), именуемая Пицунда-Мюссерским заповедником, занимает существенно иное положение. Репрезентативность их природным условиям соседних с ними предгорий незначительна. В данном случае мы имеем, скорее, обратную картину — наличие вполне самобытной в ценотическом и флористическом отношениях растительности с сочетаниями эвксинских, типично средиземноморских и колхидских элементов. Некоторые из развивающихся здесь растительных ассоциаций нигде за пределами заповедника не встречаются. Их участки важны для сохранения как уникальные памятники природы. Приходится, однако, учесть, что в некоторых заповедниках из данной группы режим охраны должен соблюдаться с применением определенных мероприятий, несовместимых с понятием полной заповедности. Так, в роще пицундской сосны (*Pinus pityusa* Stev.) полная заповедность может быть сохранена лишь в узкой прибрежной полосе. Режим, соответствующий полной заповедности, должен быть установлен в мюссерских дубравах, являющихся неповторимыми как во флористическом, так и в ценотическом отношениях, местами хорошо сохранившими свою природную структуру (Долуханов, 1974).

Растительный мир Пицундского мыса, на котором расположены все эти участки, относительно хорошо изучен. Издан общий список растений (Кола-

ковский, Яброва-Колаковская, 1981). Статьи о пицундской сосновой роще публиковались многократно (Ростовцев, 1916; Малеев, 1927; Колаковский, 1950; Алешина, 1962, и др.). Новая обобщающая сводка сдана в печать.

Заповедник заболоченной приморской низменности в низовьях р. Риони, именуемый Колхидским, очень мал. Своеобразная природа этих мест требует большего к ней внимания. Здесь нужен специальный для данных условий мониторинг биогеоценотических режимов. Он особенно важен в связи с вероятностью климатических изменений (Будыко, 1986), а отсюда и возможностью нарушения водного режима больших территорий Колхидской низменности.

Особенности флоры и растительности гор Южной Колхиды в некоторой, но явно недостаточной мере отражают несколько небольших заповедников Аджарии и Гурии. Особенно ценным для охраны биоты является относительно более разнообразный по растительности Кинтришский заповедник. Он, как и другие заповедники Южной Колхиды, нуждается в расширении и в значительном укреплении заповедного режима.

Наряду с упомянутыми заповедниками в Грузии есть еще и другие, например Бабанаурский, Сагурамский, Алгетский, Мариамджварский, Лиахвский, Сатаплинский, Аджаметский, Казбегский, Тушетский. Каждый из них в какой-то мере дополняет недостающие ячейки заповедной сети республики. Но этого все же мало. Мало не только потому, что объекты мелкие, и не столько потому, что они устанавливались без стремления охватить многообразие растительного мира Грузии, а прежде всего из-за того, что большинство рассмотренных и перечисленных выше объектов фактически не является заповедниками в полном смысле слова.

Все это убеждает в том, что площадь, находящаяся под заповедным режимом, во много раз меньше той, которая ей приписывается.

К недостаткам заповедной сети Грузии следует отнести, в частности, и следующие: недостаточно представлена растительность ныне быстро исчезающих девственных пихтовых и еловых лесов с *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis.*

Очень плохо представлены дубовые леса с *Quercus iberica*, *Q. macranthera* Fisch. et Mey., *Q. dshorochensis* C. Koch. и др., в особенности гемиксерофильные их варианты, низкобонитетные, разнообразные в ценотическом отношении, флористически богатые, отражающие региональные особенности видового состава и поэтому важные для сохранения их генофонда.

Не затронуты охраной исчезающие гемиксерофильные мелколесья и редколесья на контактах с нагорно-ксерофильной растительностью с участием в древостое *Acer ibericum* Bieb., *Pyrus salicifolia*, Pall., представителей родов *Celtis*, *Crataegus*, со многими видами кустарников, большим разнообразием нагорно-ксерофильных и гемиксерофильных растений. Когда-то они были широко распространены у нижних пределов лесной растительности и в горах с семиаридным климатом. Важно уберечь от исчезновения последние остатки таких формаций и сохранить богатство пока еще уцелевшей части их генофонда. Следует учесть, что растительность у нижних, как и у верхних, пределов леса особенно чувствительна к изменениям климатических факторов. Отсюда ее большое значение для мониторинга природной среды.

Отсутствуют заповедные участки закавказских тугайных и пойменных лесов, последние остатки которых уже угасают по берегам Алазани и Куры.

Крайне недостаточно представлены в заповедниках скалистые, особенно богатые эндемичными видами, участки известняковых гор Рачи, Лечхуми, Мегрелии и Абхазии.

На территории таких объектов, как Рица-Аватхарский, Боржомский и некоторых других, необходимо выделение участков полной заповедности. В противном случае они могут рассматриваться только как фиктивные заповедники.

При установлении площади, находящейся под заповедниками, и при вычислении ее процента к площади республики должна приниматься во внимание только та территория, которая реально находится в состоянии заповедности.

Касаясь общих вопросов, нельзя не подчеркнуть необходимость ликвидации экологической неграмотности всех лиц, в той или иной мере причастных к заповедному делу. Не допускать проникновения в печать и на телевизионный экран информации, ложно освещающей задачи заповедного дела.

Недопустимы ведомственные подходы к руководству заповедниками и их деятельностью. Независимо от того, кому подчинены заповедники: лесному ли ведомству, охотничьему ли хозяйству или кому-либо иному, — никто не вправе обращаться с ними по своему усмотрению. Основные положения статуса заповедности обязательны и не могут подлежать ведомственным перестройкам (Краснитский, 1983; Дыренков, 1986).

Научные исследования в заповедниках должны быть сосредоточены на изучении природы заповедников, состава и состояния ее биоты, состояния и функционирования экосистем. Одним из важнейших должен быть мониторинг природной среды, мониторинг биоты. Это тем более необходимо, что уже в ближайшие десятилетия ожидается усиление антропогенного изменения климата, которое будет оказывать огромное влияние на экологические системы (Будыко, 1986). Лагодехский заповедник для таких исследований особенно благоприятен, так как включает несколько ландшафтных вертикальных поясов гор с общим диапазоном высот в 3000 м. Поскольку в ряде заповедников отсутствуют условия для организации углубленных работ по мониторингу биоты, наблюдения в этом плане могут именоваться по-прежнему «летописью природы». Но такая летопись должна вестись на достаточно высоком научном уровне по разработанной для каждого заповедника программе, на фоне экосистемного районирования, с закладкой постоянных пробных площадей.

Для исследовательской работы важно полноценное экосистемное районирование территории заповедников.

Поскольку в каждом отдельном заповеднике нет, да и не может быть достаточного контингента квалифицированных специалистов, следует считать целесообразным организацию в Закавказье республиканских центров по изучению природной среды заповедников, которые не только бы планировали и координировали исследовательскую работу, но и непосредственно занимались исследованиями. При этом имеются в виду не административные, а именно рабочие научные центры, способные браться за исследования по важнейшим для заповедников проблемам. Сотрудники их могли бы после полевых работ обрабатывать материалы в научных центрах при наличии оборудованных лабораторий, библиотек, вычислительных центров, возможностей получения разносторонних консультаций. Будут ли такие коллективы при республиканских академиях наук, университетах, управлении заповедниками или других учреждениях — это вопрос второстепенный, но они очень нужны. По-видимому, только этим путем можно наладить полноценную исследовательскую работу, в том числе по комплексному изучению состояния и функционирования экосистем. Это могло бы способствовать проведению строго целенаправленных исследований по программам, разработанным и запланированным на многие годы вперед.

ЛИТЕРАТУРА

Алешина Л. А. О Пицундской сосновой роще. — Бот. журн., 1962, т. 42, № 2, с. 273—275. — *Будыко М. И.* Антропогенные изменения климата. — Природа, 1986, № 8, с. 14—21. — *Долуханов А. Г.* Растительность Лагодехского заповедника. — Тр. Тбил. бот. ин-та АН ГССР, 1942, т. 8, с. 2—75. — *Долуханов А. Г.* Дубняки Пицундских низкогорий. — Тр. Тбил. ин-та леса, 1974, т. 21, с. 230—248. — *Долуханов А. Г., Урушадзе Т. Ф.* О природе мертвопокровных буковых лесов Кавказа. — Лесоведение, 1968, № 4, с. 3—13. — *Дыренков С. А.* О принципах жесткой резервации территорий. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 3, с. 392—394. — *Колаковский А. А.* К вопросу о вымирании Пицундской сосновой рощи. — Бот. журн., 1950, т. 35, № 3, с. 284—291. — *Колаковский А. А., Яброва-Колаковская В. С.* Растения Пицунда-Мюссерского заповедника. Тбилиси: Мецниереба, 1981. 107 с. — *Краснитский А. М.* Проблемы заповедного дела. — М.: Лесн. пром-сть, 1983. 191 с. — *Лачашвили И. Я., Мамукелашвили Г. Ф.* Флора Лагодехского государственного заповедника. Тбилиси: Мецниереба, 1986. 107 с. (на груз. яз.). — *Малеев В. П.* Пицундская сосновая роща. — Тр. Абхазск. науч. об-ва, 1927, вып. 2, с. 3—35. — *Мамисашвили К. Д.* Типы субальпийских лесов Лагодехского заповедника. — Тр. Тбил. бот. сада АН ГССР, 1947, т. 11. — *Мамисашвили К. Д.* Типы лесов Лагодехского заповедника: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Тбилиси, 1953. 24 с. — *Мамисашвили К. Д.* Заповедники Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1967. 81 с. (на груз. яз.; резюме на русск. яз.). — *Ростовцев А. А.* Пицундская сосновая роща. — Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва, 1916, т. 29, вып. 4, с. 1—45.

Институт ботаники АН ГССР,
Тбилиси.

Получено 28 XI 1986.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 634.94 : 582.475.2 (235.216)

Б. А. Быков. Еловые леса Тянь-Шаня. — Алма-Ата: Наука, 1985. 143 с. Т. 500. Ц. 1 р. 30 коп.

V. I. MELNIK. *B. A. BYKOV.* SPRUCE FORESTS OF TIEN SHAN. 1985

Рецензируемая книга — вторая монография по тянь-шаньским ельникам известного фитоценолога Б. А. Быкова. В 1950 г. под таким же названием вышла в свет его первая монография. Однако рассматриваемая работа не является вторым изданием. Если первую монографию можно назвать классической ботанической работой, то вторая — это современное экологическое исследование. В ней отражена не только эволюция научных взглядов автора за истекшие четверть века, но и прослежена общая тенденция экологизации современной ботаники.

Предисловие к любой книге вводит читателя в мир идей и проблем, излагаемых в ней, подготавливает к восприятию основного содержания. К сожалению, в предисловии к рецензируемой работе отмечаются только средозащитная роль, эстетическое значение горных ельников и многообразие форм ели Шренка вне связи с целями и задачами исследований автора.

В первой главе «Ель Шренка, ее особенности и полиморфизм» приведены морфологическая характеристика ели Шренка, ее систематическое положение, связи с другими видами серии *Obovatae*, детально рассмотрены аутэкология (высотные и широтные пределы ареала, световой, термический и водный режимы местообитаний), особенности размножения вида и его экобиоморфы. Следует заметить, что объем вида *Picea schrenkiana*, как его понимает Быков, не является общепринятым. В современной фундаментальной монографии по роду *Picea* H. Schmidt-Vogt (1977) наряду с *P. schrenkiana* приводит в ранге самостоятельного вида *P. tianchanica* Rupr., который, согласно Быкову, представляет собой лишь подвид *P. schrenkiana*. В связи с этим необходимо было обосновать выделение данного таксона в ранг подвида, а не просто ограничиться его описанием.

Во второй главе «История ели Шренка и связи ее формаций» автор на богатом фактическом материале детально прослеживает историю становления темнохвойной формации в горах Тянь-Шаня. Резюмируя результаты исследований, изложенные в рассматриваемой главе, отметим вкратце основные этапы становления ельников в горах Тянь-Шаня. С ранней юры елеподобные хвойные произрастали в сообществе с другими голосеменными, а начиная с палеогена (олигоцена) — и с покрытосеменными, характеризуясь особенно обширным ареалом в Средней Азии и Казахстане. К концу олигоцена началось вычленение олигодоминантных темнохвойных формаций. Вызванное плиоцен-плейстоценовыми оледенениями похолодание климата привело к вычленению ряда монодоминантных формаций, в том числе еловой. Приведенные автором данные хорошо согласуются с материалами о формировании темнохвойных формаций в других регионах — Восточной Азии, Северной Америке (Толмачев, 1954; Юрцев, 1972) и подтверждают правильность теории об автохтонном развитии тайги в горных районах вне связи с бореальной зональной тайгой.

Анализ географических элементов флоры тянь-шаньских ельников позволил автору установить ее самобытность, с одной стороны, и черты сходства с флорой бореальных темнохвойных лесов, с другой. Автор прослеживает также ценотические (синузиальные) связи между тянь-шаньскими и другими темнохвой-

ными лесами и приходит к установлению важной биогеографической закономерности о параллелизме в развитии структуры темнохвойных экосистем различных регионов. Тянь-шаньские ельники, по Быкову, относятся к конгрегации темнохвойных формаций Советского Союза. По нашему мнению, выделение такой конгрегации является искусственным. Более правильно было бы говорить о конгрегации темнохвойных формаций Евразии или Голарктики.

Третья глава «Особенности ценоэкосистем ели Шренка» посвящена анализу консорций и ценопопуляций этой ели, в ней рассмотрены также горизонтальная, вертикальная, парцеллярная структура тянь-шаньских ельников, их средообразующая роль и биологическая продуктивность. Разносторонний экологический подход автора к объекту позволил ему вскрыть механизмы адаптации тянь-шаньских ельников к условиям среды, исчерпывающе охарактеризовать средообразующую роль еловых лесов региона. Особенно хотелось бы отметить раздел о ценопопуляциях, в котором автор сопоставляет материалы своих собственных исследований в казахской части Тянь-Шаня с данными фундаментальных работ Н. Д. Кожевниковой (1982 и др.) по киргизской части региона, что позволило ему осветить современное состояние популяций ели Шренка на всем ареале.

В четвертой главе «Вековые смены и авторегуляция еловых экосистем» автор на основании многолетних исследований сукцессий приходит к выводу о том, что для восстановления елового леса в Тянь-Шане необходимо от 200 до 300 лет. К сожалению, лесопользование не считается с этим фактом и в результате площади «расстроенных» лесов непрерывно возрастают. Автор предлагает в корне пересмотреть приемы эксплуатации еловых лесов. Он считает допустимыми лишь осторожные периодические (раз в 10—20 лет) удаления перестойных деревьев. Очевидно, эти рекомендации могут быть использованы и при эксплуатации других особо ценных темнохвойных формаций.

Экологический подход автора к объекту и его исключительная наблюдательность натуралиста позволили ему установить тончайшие механизмы авторегуляции еловых ценоэкосистем (под ценоэкосистемой Быков подразумевает элементарную экосистему, соответствующую биоценозу с присущей ему биоценотической средой и трофическими связями, с установившимся круговоротом веществ, потоком энергии, продуктивностью и авторегуляцией). Приведу наиболее яркий пример отрегулированности экосистем тянь-шаньских ельников. Короед Гаузера является монофагом, так как он и его личинки питаются только корой ели Шренка. Большое число короедов, обитающих на дереве, губит ель. Будь такая деятельность бесконтрольной, она могла бы привести к полной гибели еловых лесов. Однако в природе есть регулятор численности короеда — мушка медетера прекрасная. Когда самки короеда в лабиринте своих ходов создают брачные камеры и откладывают яички, туда же откладывают яички и самки медетеры. В результате личинки медетеры поедают личинок короеда. В свою очередь численность медетеры регулируется рядом микроорганизмов. Таким образом, еловые древостои оказываются вполне устойчивыми против деятельности короеда Гаузера.

Некоторые лесоводы утверждают, что в ельниках нецелесообразно устанавливать абсолютный заповедный режим, поскольку, по их мнению, неубранный повал деревьев создает угрозу заражения лесов вредной энтомофауной. И хотя опыт заповедного дела показывает, что это не так, тем не менее до установления Быковым закономерностей авторегуляции еловых экосистем в этом не было полной уверенности.

К сожалению, не везде в Тянь-Шане еловые леса представляют собой отрегулированные экосистемы. Материалы монографии свидетельствуют о том, что на состояние ельников отрицательно влияют не только недавние вырубки, но и необдуманные действия человека в прошлом. Так, в 60-х годах в Тянь-Шань была интродуцирована белка обыкновенная. Автор прослеживает колебания ее численности в связи с периодичностью урожаев еловых семян. С уменьшением урожайности семян падает численность белки. Однако наблюдается и противоположный процесс: белки в годы низкой урожайности семян оказывают значительное влияние на сами деревья ели, поедая зимой вегетативные и гене-

ративные почки. Тем самым они приносят огромный ущерб тянь-шаньским елям, резко снижая возможности самовосстановления ценопопуляций.

В пятой главе «Классификация и районирование еловых лесов Тянь-Шаня» автор критически рассматривает существующие классификации еловых лесов и приходит к выводу о необходимости создания классификации, которая удовлетворяла бы биолога, эколога и лесовода. Свою классификацию он строит с учетом генезиса еловых лесов, почвенных и гидрогеологических условий, особенностей биоценотической среды и выделяет четыре группы типов леса. В конце главы описываются 7 ботанико-географических районов в пределах ареала ели Шренка в СССР.

В заключении автор резюмирует основные положения работы, еще раз призывает к изменению режима лесопользования и строгой охране еловых лесов Тянь-Шаня, указывает на необходимость дальнейших комплексных экологических исследований.

Оценивая монографию в целом, отметим, что эта насыщенная фактами и оригинальными идеями книга является важным вкладом в дело изучения ельников Тянь-Шаня, установленные автором закономерности функционирования ценоэкосистем ели Шренка значительно углубляют наши представления об организации биоценозов темнохвойных лесов. Несомненно теоретическое и методическое значение работы для фитоценологии, экологии, биогеографии и практическое — для охраны природы, лесного хозяйства и лесоустройства.

Следует отметить, что материал в монографии изложен четко, ясно, логично. Стилистически работа безупречна. К сожалению, в ней выявлены некоторые неточные выражения, устаревшие названия растений и опечатки, например «цветение шишек» (с. 18), «*Lycopodium selago*» вместо «*Huperzia selago*», «*Corylis*» вместо «*Corylus*», «баронец» вместо «баранец» и т. п.

Отмеченные небольшие упущения нисколько не снижают достоинств книги, которая представляет, на наш взгляд, большую научную ценность не только для исследователей еловых лесов, но и для широкого круга ботаников, экологов, географов, лесоведов. Приходится сожалеть, что эта нужная книга вышла столь ограниченным тиражом и является практически недоступной для многих специалистов.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. Еловые леса Тянь-Шаня, их история, особенности и типология. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1950. 128 с. — *Кожевникова Н. Д.* Биология и экология ели Шренка: ценопопуляционный анализ. Фрунзе: Илим, 1982. 240 с. — *Толмачев А. И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с. — *Юрцев Б. А.* Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 11, с. 1455—1469. — *Schmidt-Vogt H.* Die Fichte. Taxonomie. Verbreitung. Morfologie, Ökologie, Waldgesellschaften. Hamburg; Berlin: Parey, 1977, Bd 1. 647 S.

В. И. Мельник.

Центральный республиканский ботанический сад АН УССР, Киев.

Получено 6 VI 1986.

ХРОНИКА

УДК 006.3 (571.6)

ПЕРВАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ СТУДЕНТОВ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

B. I. DULEPOVA. THE FIRST SCIENTIFIC CONFERENCE OF STUDENTS FROM SIBERIA AND THE FAR EAST

В октябре 1986 г. в Читинском государственном педагогическом институте им. Н. Г. Чернышевского проходила первая региональная студенческая научная конференция «Флора, растительность и растительные ресурсы Сибири и Дальнего Востока». Она была организована Забайкальским отделением ВБО и кафедрой ботаники Читинского пединститута. В работе конференции приняли участие 70 студентов различных вузов Сибири и Дальнего Востока: Омского, Красноярского, Томского, Иркутского, Читинского и Благовещенского пединститутов, Красноярского и Иркутского университетов, Восточносибирского технологического института (г. Улан-Удэ) и Читинского мединститута.

С приветствием от ректора Читинского пединститута выступили проректор по учебной работе В. П. Горлачев и декан одного из факультетов В. И. Летунов, от Забайкальского отделения ВБО — его председатель В. М. Остроумов. Они отметили важность и актуальность подобных конференций и большую роль научных студенческих исследований в процессе обучения студентов.

Конференция открылась докладом доцента **Б. И. Дулеповой** «Горная лесостепь Забайкалья» и сообщением **Л. И. Ефановой** об истории изучения лекарственных растений Забайкалья. На секционных заседаниях заслушано 42 студенческих доклада.

На секции «Флора и растительность» было представлено 16 докладов различной тематики: 8 флористических, 4 (связанных с таксономией) анатомических и 4 геоботанических. Все сообщения по флористической тематике оставили хорошее впечатление, особенно доклады **Т. Соловьевой** «Материалы к флоре северной части Омской области» (Омский пединститут, научный руководитель канд. биол. наук Т. И. Зенюк) и **Л. Матюшенко** «Задачи охраны флоры в районе озера Инголь» (Красноярский пединститут, научный руководитель доцент Л. И. Кашина).

Среди геоботанических работ наибольший интерес вызвали доклады **Т. Симон** из Красноярского университета о динамике травостоя двух луговых сообществ, используемых в качестве сенокосных угодий, — студентов Иркутского университета **А. Сизых** «Опыт применения флористических признаков классификации Браун-Бланке при изучении степной растительности Западного Забайкалья» (научный руководитель доцент А. М. Зарубин), **А. Ковалевой** и **И. Сильвестровой** о лугах долины р. Джиды (научный руководитель доцент В. И. Ивельская).

По анатомии растений лучшим признан доклад **М. Бянкиной** и **И. Дутовой** о значении признаков строения листа и его эпидермы в систематике лилейных и касатиковых (Читинский пединститут, научный руководитель канд. биол. наук О. А. Непомнящая).

В секции «Лекарственные растения» заслушано 14 докладов. Их можно разделить на 3 группы: фитохимические исследования, ресурсоведческие, биологические и биоморфологические. По фитохимическому изучению лекарственных растений большой интерес представил доклад **Е. Верхотуровой** и **В. Цыремпиловой** из Восточносибирского технологического института, посвященный качественному и количественному определению трех жирорастворимых витаминов в шроте облепихи, а также доклад **В. Дабаевой** и **А. Загитовой** о количественном содержании различных алкалоидов в 10 видах дикорастущих луков Бурятской АССР (Восточносибирский технологический институт, научный руководитель доцент Т. П. Анцупова).

Среди ресурсоведческих докладов очень активно обсуждались сообщения **А. Овчинникова** — «Лекарственные растения Зейско-Бурейской равнины» (Благовещенский пединститут) **и Ю. Анцуповой** «Сырьевые ресурсы брусники и толокнянки в Бурятской АССР» (Читинский мединститут, научный руководитель Т. П. Анцупова). В них были приведены данные об особенностях распространения и определения запасов сырья, а также рекомендации по рациональному использованию лекарственных растений и организации заказников.

По тематике, связанной с биологическим и биоморфологическим изучением лекарственных растений, особо был отмечен доклад **Е. Анищенко, О. Тихенко, О. Дюрягиной, Е. Суворовой** и **А. Косякова** о латентном и виргинильном периодах жизненного цикла *Hedysarum alpinum*, *Lespedeza hedysaroides*, *Phlojodicarpus sibiricus*, *Scutellaria baicalensis*, *Hypericum perforatum* (Читинский пединститут, научный руководитель Л. И. Ефанова). Положительные отзывы во время обсуждения получили доклады **Л. Чупровой** и **Е. Лоскутниковой** о феноритмах, семенной продуктивности и особенностях возобновления *Thymus dahuricus* и *Sanguisorba officinalis* (Читинский пединститут, научный руководитель доцент Н. В. Уманская), а также **Э. Нассрединовой** и **Н. Кудрявцевой** о биоморфологических особенностях, численном и возрастном составе ценопопуляций *Lespedeza hedysaroides* в даурских степях (Читинский пединститут, научный руководитель д-р биол. наук Б. И. Дулепова).

На секции физиологии растений и микробиологии заслушано 12 докладов, в том числе 7 по физиологии и биохимии и 5 по микробиологии. При обсуждении особо отмечены за высокий научный уровень работы, свободное и доступное изложение сложного и объемного материала доклады **Т. Гамаюновой** «Влияние ауксина на сборку полирибосом в культуре клеток сои» (Иркутский университет, научный руководитель С. С. Павар) и **Е. Соболевой** «Эффективность местных штаммов клубеньковых бактерий гороха в разных типах почв Томской области» (Томский пединститут, научный руководитель канд. биол. наук Е. Е. Фомичев).

Большой интерес вызвали доклады **Н. Широковой** об активности ауксинов у различных сортов овса (Омский пединститут, научный руководитель канд. с.-х. наук Л. И. Середина), **Л. Лискун** и **М. Холод** по дневной динамике углеводного комплекса в кормовых травах (Благовещенский пединститут, научный руководитель доцент А. В. Хван). За связь с актуальной проблемой рекультивации земель, нарушенных золотодобывающей промышленностью, отмечены доклады **С. Турковой** и **С. Искандарян** из Иркутского пединститута. Положительную оценку получили также доклады **Е. Медведевой** «Водный режим степных ксерофитов Забайкалья с разным характером покоя», **И. Серебруевой** «Влияние городской среды на анатомо-морфологические свойства фотосинтетического аппарата хвойных, используемых в озеленении г. Читы» и **М. Кондратьевой** «Влияние городской среды на содержание и состояние хлорофилла в хвое сосны» (Читинский пединститут, научный руководитель Н. Е. Павлова). Большой интерес при обсуждении докладов вызвали сообщения **М. Угнич** и **Е. Зарубиной** о целлюлозоразрушающей активности лугово-черноземных почв в условиях орошения (Читинский пединститут, научный руководитель доцент К. А. Шишкина).

Все доклады, представленные на конференции, основаны на материалах, полученных в результате собственных полевых и камеральных работ студентов. Многие из них имеют как научное, так и практическое значение, большинство хорошо иллюстрированы таблицами, рисунками и фотографиями.

Подводя общий итог работы первой региональной научной конференции студентов Сибири и Дальнего Востока, хочется отметить с большим удовлетворением, что она успешно выполнила свою координационную миссию — предоставила возможность студентам разных сибирских вузов ознакомиться с работами своих коллег. Она показала, насколько широк круг проблем, в решении которых студенты принимают посильное участие. В условиях перестройки работы высшей школы, повышения роли творческих начал в процессе обучения этот итог конференции весьма показателен.

Б. И. Дулепова.

Читинский государственный
педагогический институт.

Получено 25 XII 1986.

УДК 58 (208) (477.54) Бот. журн., т. 72, № 10

К ИСТОРИИ ХАРЬКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ЛЮБИТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ
(75-летие со дня организации)

T. L. ANDRIYENKO, V. E. BOREYKO. ON THE HISTORY OF THE KHARKOV NATURE AMATEUR SOCIETY (75-ANNIVERSARY OF ITS ORGANIZATION)

Харьковское общество любителей природы можно назвать одной из самых авторитетных и активных общественных природоохранных организаций дореволюционного периода. Организовано оно было 1 августа 1911 г.

24 сентября 1911 г. председателем Харьковского общества любителей природы был избран приват-доцент кафедры ботаники Харьковского университета В. И. Талиев, на квартире которого чаще всего проходили заседания общества. На повестке дня стояли вопросы изучения и охраны природы Харьковской губернии, популяризации идей защиты памятников природы. Общество организовывало экскурсии в Славяногорский лес по р. Северский Донец, в Асканию-Нова, на Кавказ, в Крым, была даже совершена поездка в Турцию. Харьковское общество любителей природы довольно быстро завоевало популярность в научных и общественных кругах как в России, так и за рубежом. К 1913 г. оно насчитывало в своих рядах 223 действительных и почетных члена.

Общество имело свой печатный орган — «Бюллетени Харьковского общества любителей природы», — главным редактором его был Талиев. Этот журнал выходил с 1912 по 1918 гг. по 5—6 номеров ежегодно. Он был насыщен природоохранными материалами. В «Бюллетенях» существовал специальный раздел «Охрана природы». В каждом номере обычно публиковались одна большая статья и несколько заметок. Только за 1913 г. было опубликовано 5 статей и 54 заметки в защиту природы.

Одним из самых значимых дел Харьковского общества любителей природы по праву считается то, что эта организация провела «едва ли не первую во всем мире» (Бородин, 1914 : 30) выставку по охране природы. Идея устройства такой выставки возникла в обществе еще в 1913 г. До этого ее члены уже проводили нечто подобное под названием «Выставка весенней природы». В ее задачу, по мысли организаторов, входило «наглядно показать: 1) как человек своей деятельностью прямо и косвенно изменяет, искажает и уничтожает природу; 2) почему природа должна быть охраняема; 3) что делается с этой целью за границей и 4) что сделано в России в том же направлении и что должно быть сделано» (Талиев, 1913 : 4).

Выставка открылась в Харькове 22 декабря 1913 г. и продолжалась по 12 января 1914 г. В напряженной организационной работе участвовали В. И. Талиев, П. И. Сербинов, В. Г. Аверин, И. К. Држевецкий, Г. И. Ширяев, Н. Л. Шингарев. На самом видном месте был начертан девиз выставки: «Охранять природу не значит отказываться от использования ее разнообразных сторон в выгодах человека, но значит только — пользоваться разумно с общечеловеческой точки зрения» (Выставка охраны природы, 1914 : 35). Специально изданный ко дню выставки путеводитель призывал: «Дорогой гость нашей выставки!. . . Мы пытались нарисовать тебе картину внутренней красоты великого храма природы, в котором мы живем, и его уничтожения, виновником которого является человек. . . Пусть же настоящая выставка сыграет свою роль и даст толчок в осуществлении назревшего вопроса охраны природы. Россия велика, земельные богатства ее обширны, природа ее сравнительно не так еще искажена! Сохраним же ее в интересах всего культурного человечества!» (Путеводитель по выставке охраны природы, 1913 : 1).

Выставка включала 15 отделов: 1) степь; 2) хвойный лес и торфяные болота; 3) лиственный лес; 4) биография дерева, рассказанная им самим; 5) жизнь леса под вмешательством человека; 6) результаты вторжения человека в природу и борьба с ними; 7) особые формы и последствия уничтожения природы человеком; 8) роль животных и растений в экономии природы и человека; 9) вымершие, вымирающие и редкие животные и растения; 10) красота природы; 11) популяризация природы; 12) охрана природы в Западной Европе; 13) национальные парки Северной Америки; 14) дело охраны природы в России; 15) Крым, Кавказ (Выставка охраны природы, 1914 : 36).

За 20 дней выставку посетили около 10 тысяч человек. Отдел народного образования Харьковской городской управы специальным циркуляром рекомендовал всем школам посетить выставку. Экскурсантам предлагались «Путеводитель», книга «Охраняйте природу».

Проводилось анкетирование, результаты которого были опубликованы в одном из последующих номеров «Бюллетеней».

Несомненно, выставка охраны природы, организованная членами Харьковского общества, стала большим событием в общественной и научной жизни дореволюционной России. Вопросами сохранения родной природы были заинтересованы значительные круги русской передовой общественности. Через несколько месяцев подобная выставка была с таким же большим успехом повторена в Киеве. Постоянная природоохранительная комиссия при Русском географическом обществе планировала провести ее в Петербурге, однако городские власти отказались финансировать выставку. Подобная выставка по тому же плану была повторена в 20-х годах в Красноярске и Ленинграде, где затем размещалась в виде постоянного раздела «Охрана природы» в Центральном государственном географическом музее (Труды I Всероссийского съезда по охране природы, 1930 : 74).

Не менее значима была и научная природоохранная работа, которую вели члены общества. Так, ими тщательно обследованы, а затем опубликованы материалы по интереснейшим памятникам природы Харьковской губернии: Коробовым хуторам, Славяногорскому массиву, меловым холмам у села Белокузьминовка, которые уже в советское время стали охраняться законом.

Большая заслуга Общества и в том, что оно подготовило немало ставших известными в будущем деятелей по охране природы. Кроме Талиева, следует назвать президента Всесоюзного ботанического общества академика Е. М. Лавренко, председателя Комитета по охране памятников природы Наркомпроса УССР профессора В. Г. Аверина, известных советских украинских ботаников докторов биологических наук М. И. Котова и М. В. Клокова, организатора первых донецких заповедников — Каменных могил и Белосарайской косы — Б. С. Вальха.

В заключение кратко расскажем о председателе Харьковского общества любителей природы приват-доценте кафедры ботаники Харьковского университета Валерии Ивановиче Талиеве. «Ботанический журнал» неоднократно писал о нем (Лавренко, 1957; Лебедев, 1957), мы же сделаем акцент только на его природоохранной деятельности.

В 1913 г. в Харькове Талиев впервые в России издает популярную книгу по охране природы — «Охраняйте природу!», открывает музей охраны природы. В 1914 г. он был избран членом Постоянной природоохранительной комиссии при Русском географическом обществе. Под его редакцией в Харькове издается несколько научно-популярных книг по охране природы: «Календарь на 1918—1919 гг. Харьковского общества любителей природы» (1918), «Птицы — друзья человека» (1918) Г. Брызгалина, «Что такое национальные парки и для чего они учреждаются?» (1919) Г. Брызгалина и Б. Захарова; в последней книге приводится характеристика американских национальных парков, поднимается вопрос о создании национальных парков на Украине.

В конце 1917 г. Талиева приглашают в Москву, здесь его избирают профессором Петровской (ныне Тимирязевской) сельскохозяйственной академии, а через год назначают заведующим отделом охраны природы при Главмузее Наркомпроса РСФСР, поручают создать первый в стране музей охраны природы «с целью организации пропаганды дела защиты природы» (Хрусталев, 1980 : 21).

Летом 1921 г. Талиев совместно с И. Э. Грабарем, Т. Г. Трапезниковым и другими видными учеными и общественными деятелями начинает подготавливать знаменитый декрет «Об охране памятников природы, садов и парков»; 25 июля проект декрета уже обсуждался на заседании коллегии Наркомпроса РСФСР под председательством А. В. Луначарского, а 16 сентября был утвержден и подписан В. И. Лениным (Хрусталев, 1979 : 56).

В связи с памятной датой, 75-летием со дня создания Харьковского общества любителей природы, необходимо ускорить решение вопроса об открытии мемориальной доски на доме № 1 по улице Сумской в Харькове, где в 1913 г. была проведена первая в стране и чуть ли не первая в мире выставка охраны природы, и таким образом увековечить плодотворную деятельность большой группы русских ученых и общественных деятелей.

Харьковские природоведы продолжают активно работать в области охраны природы и ныне, берегут традиции своих предшественников. Такая работа проводится как Харьковским отделением Украинского ботанического общества, так и областным обществом охраны природы. Отчеты о деятельности Харьковского отделения УБО регулярно публикуются в «Ботаническом журнале» и поэтому современная работа харьковских ботаников в данном направлении в настоящей статье не рассматривается.

ЛИТЕРАТУРА

Бородин И. П. Охрана памятников природы. Пб, 1914. 30 с. — *Брызгалин Г. А.* Птицы — друзья человека / Под ред. проф. В. И. Талиева. Харьков, 1918. 131 с. — *Брызгалин Г. А., Захаров Б. А.* Что такое национальные парки и для чего они учреждаются? / Под ред. проф. В. И. Талиева. Харьков, 1919. 95 с. — *Выставка* охраны природы. — Бюл. Харьков. об-ва любителей природы, 1914, № 1, с. 35—43. — *Календарь* на 1918—1919 гг. Харьковского общества любителей природы / Под ред. проф. В. И. Талиева. Харьков, 1918. 16 с. — *Лавренко Е. М.* Памяти Валерия Ивановича Талиева. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 9, с. 1331—1337. — *Лебедев Д. В.* Литературное наследие Валерия Ивановича Талиева. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 5, с. 780—799. — *Путеводитель* по выставке охраны природы. Харьков, 1913. 5 с. — *Талиев В. И.* Охраняйте природу! Харьков, 1913. 21 с. — Тр. I Всероссийского съезда по охране природы. М., 1930. 222 с. — *Хрусталев В. М.* Охрана природы и организация первых заповедников в Российской Федерации (1918—1921 годы). — Сов. архивы, 1979, № 1, с. 50—57. — *Хрусталев В. М.* У истоков ленинских природоохранительных декретов. — Природа, 1980, № 4, с. 18—21.

Т. Л. Андриенко, В. Е. Борейко.

Институт ботаники АН УССР,
Украинское общество охраны природы,
Киев.

Получено 3 X 1986.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

«Ботанический журнал» является печатным органом Всесоюзного ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает следующие разделы: Обзорные статьи, Оригинальные статьи, Сообщения, Систематические обзоры и новые таксоны, Флористические находки, Охрана растительного мира, Методика ботанических исследований, Числа хромосом, Юбилеи и даты, Потери науки, Критика и библиография, Хроника, Информация о деятельности ВБО, Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются, как правило, статьи членов Всесоюзного ботанического общества. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать адрес, фамилию, имя и отчество автора, его специальность, ученую степень и звание, членство в ВБО.

Редакция «Ботанического журнала» просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы.

2. Статьи, являющиеся результатом исследований, проведенных в научно-исследовательских учреждениях или производственных организациях, должны иметь соответствующее направление. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь рекомендации их руководителей.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения, в котором выполнена работа.

3. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать для обзорных статей — 25 машинописных страниц, напечатанных через два интервала; для оригинальных статей — 20, для сообщений — 15, в разделе Критика и библиография — не более 5—6 с. В этот объем входят литература и рисунки (текстовые и вклейки; число последних — не больше двух). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

4. В редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры).

5. Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.

6. В статье ничего не следует подбивать на машинке черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше, римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской 1 и букв II и III, обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если же цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры.

Необходимо в сомнительных случаях отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например: $\underline{\underline{О}}$ — прописная буква, $\bar{\bar{о}}$ — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

7. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть написаны на машинке. Авторы таксонов пишутся один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

8. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

9. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение названия по первым буквам; при повторных упоминаниях дает сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), повторно: БИН, в лабораториях БИНа и т. п.

10. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании.

Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: . . .указывал еще В. Л. Комаров (1909) и 2) в случае, когда фамилия автора не дана

в тексте: . . .как прежде указывалось (Комаров, 1909) или в случае указания страниц (Комаров, 1909: 8—11). Для иностранных работ: . . .указывал еще A. Engler (1909) или . . .как прежде указывалось (Engler, 1909). Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: Мельничук, Панферов, 1972; Медведева, Николаева, 1978; Стариков, Бублин, 1980). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников, даваемом в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

11. Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Литература» и оформляется согласно ГОСТам 7.1—76, 7.12—77 и 7.5—78.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводятся работы отечественных авторов в алфавитном порядке в русском, украинском и других подобных написаниях (кириллицей), затем иностранных авторов в латинском алфавите. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ, 2) инициалы автора или авторов ставятся после фамилий, 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке: (1960а, б) — для отечественных авторов и (1960a, b, c) — для иностранных авторов. При повторном упоминании в тексте одного и того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилии автора, инициалы, заглавие статьи, точка, тире, название журнала, год, номер тома и выпуска (арабскими цифрами), число страниц (от—до). Например: Дорофеев П. И. Плоды Trapella (Trapellaceae) из неогена СССР. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 883—888.

Для книг приводятся фамилии и инициалы автора, полное название книги, место издания и издательство, число страниц (всего). Например: Исаченко А. Г. Оптимизация природной среды. М.: Мысль, 1980. 264 с.

Ссылки на Труды, Тезисы и коллективные монографии даются так: Пылаева И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики. — В кн.: Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всес. совещ. Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом: Сподобцева Н. И. Сезонный ритм развития и динамика запаса надземной фитомассы основных кормовых растений на оленьих пастбищах лесотундры Таймыра: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 20 с.

12. Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковую нумерацию, которая ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово таблица сокращается, например: табл. 2.

13. Формат всех иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах, они должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом.

Рисунки в тексте нумеруются арабскими цифрами в порядке первого упоминания их в тексте, после упоминания рисунка в тексте пишется сокращенно: рис. 1, рис. 2 (в круглых скобках или в общем контексте), на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.); таблицы на вклейках нумеруются римскими цифрами.

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделение легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к таблицам-вклейкам, рисункам и картам должны быть напечатаны на машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

14. Статьи, публикуемые в разделе «Новые таксоны», должны иметь русские тексты описаний новых таксонов. Публикация материалов о новых таксонах (видов и внутривидовых таксонов) будет осуществляться только при присылке типа или изотипа этих таксонов.

15. Авторы оригинальных и обзорных статей должны представлять к печати резюме (на отдельном листе). Желательно название статьи, фамилии авторов и текст резюме сопровождать переводом на английский язык.

Все статьи должны иметь УДК, аннотацию, которая помещается после заглавия статьи. Размер резюме и аннотации определяется объемом статьи, но он не должен превышать 15 строк на машинке.

16. Все статьи за исключением хроникальных и рецензий следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должны быть указаны название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должно быть приведено число названий в библиографии и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать одной страницы машинописного текста. Реферат нужно представлять в двух экземплярах.

17. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно выслана обратно в редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное ее получение не приостанавливают печатания статьи.

18. Редакция посылает автору бесплатно 25 оттисков статьи.

19. Недоработанные статьи и статьи, написанные с несоблюдением «Правил», возвращаются автору.

CONTENTS

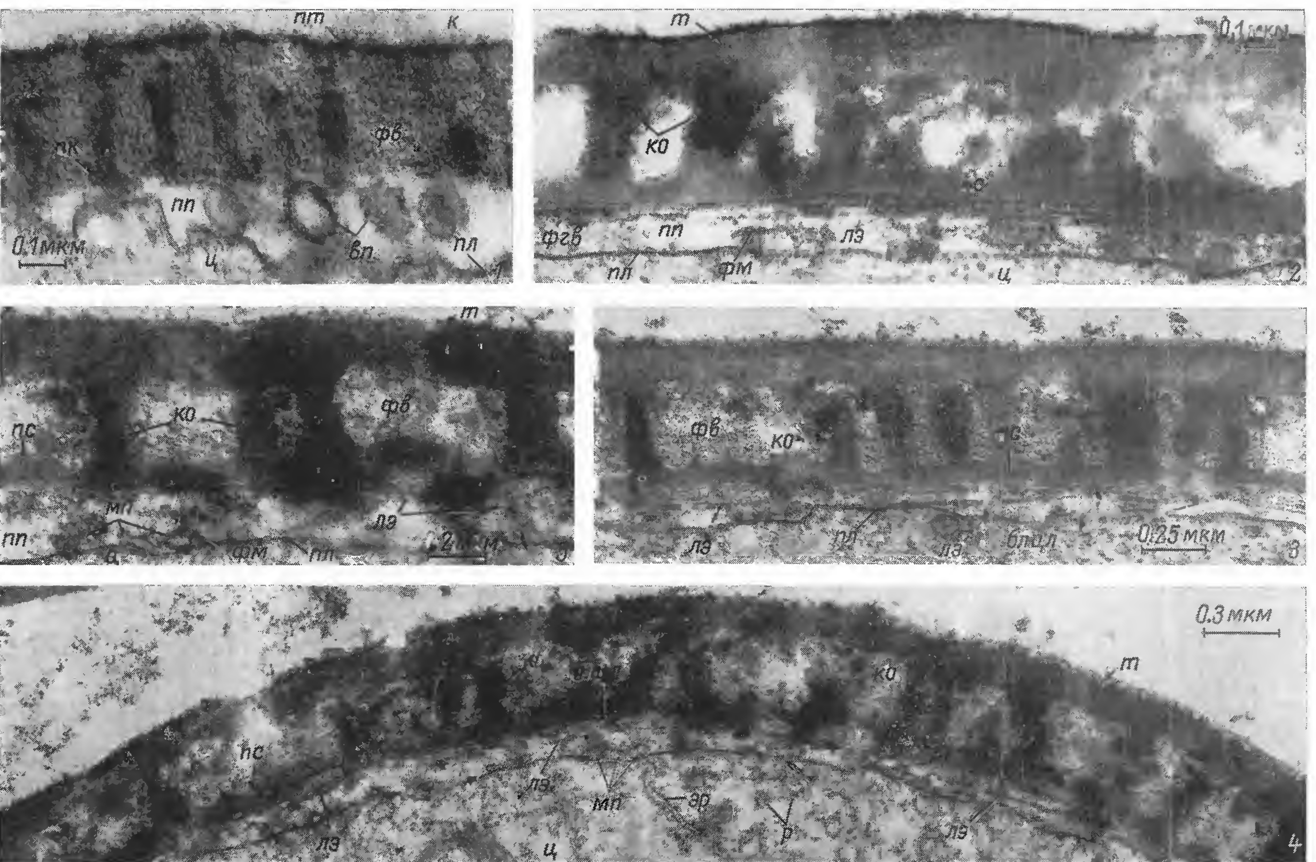


Таблица I. Заложение ламелл эндэкзины в начале посттетрадного периода у *Manglietia tenuipes*.

1 — сформированные проколумеллы и протектум в конце тетрадного периода; *2* — образование подстилающего слоя эктэкзины и заложение первых двух ламелл эндэкзины в самом начале посттетрадного периода; *3,4* — построение последующих ламелл эндэкзины; *5* — мембранные фрагменты и пузырьки у плазмалеммы. *к* — каллоза, *пт* — протектум, *пк* — проколумелла, *пс* — подстилающий слой, *пл* — плазмалемма, *ц* — цитоплазма микроспоры, *вп* — поперечно срезанные выросты плазмалеммы, *т* — тектум, *ко* — колумелла, *лэ* — ламеллы эндэкзины, *блцл* — белая линия центральной ламеллятности, *фм* — фрагмент мембраны, *мп* — мембранные пузырьки, *фв* — фибриллярное вещество матрикса, *фгв* — фибриллярно-гранулярное вещество, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *р* — рибосомы, *пп* — периплазматическое пространство.

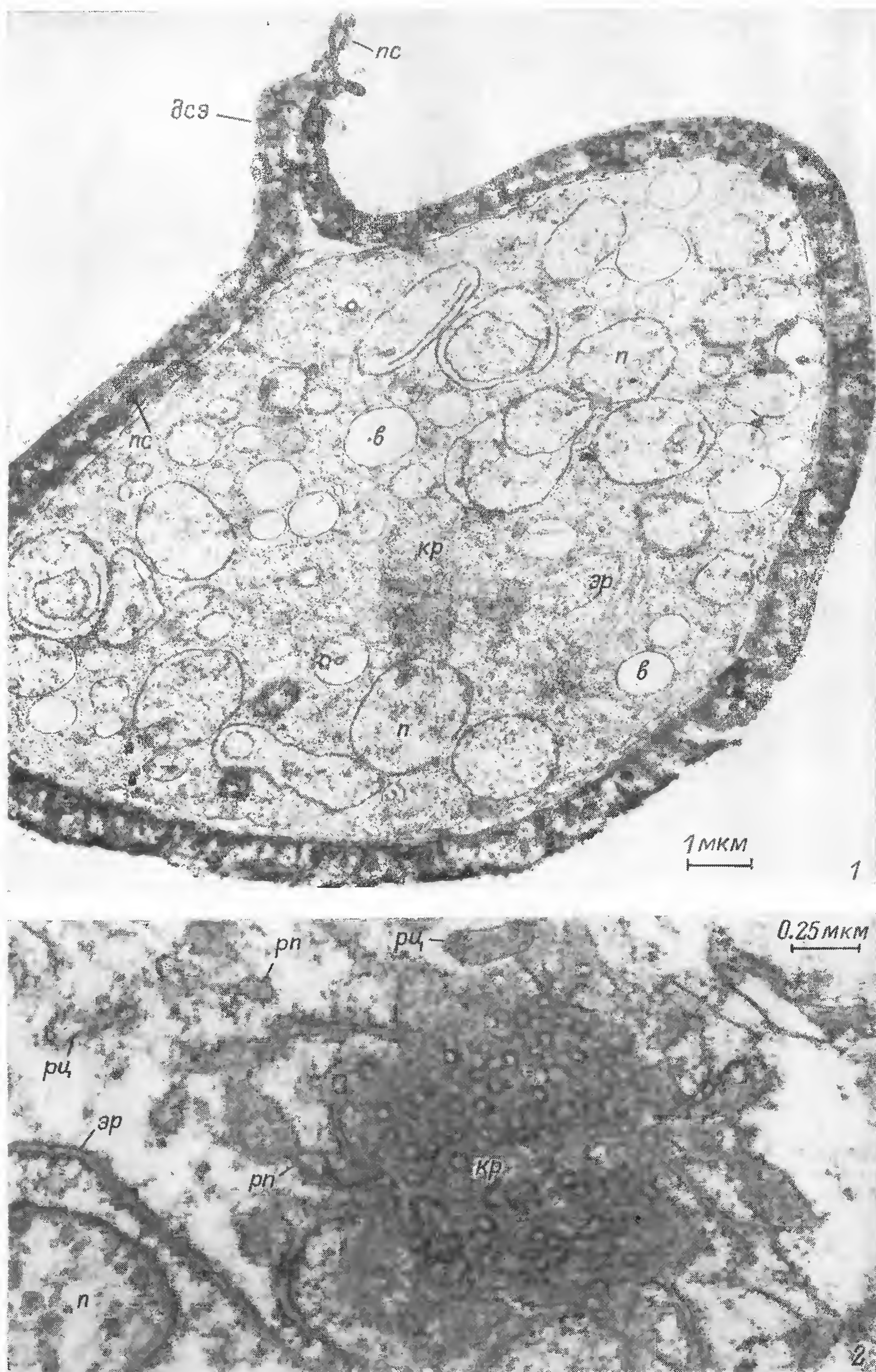


Таблица II. Общий вид свободной микроспоры *Manglietia tenuipes* во время формирования эндэкзины (*1*) и агрегат кольчужного ретикулума (*кр*) в ее цитоплазме (*2*).

в — вакуоль, *п* — пластида, *рп* — ретикулярный пузырек, *рц* — расширенная цистерна, *дсэ* — дистальная складка экзины. Остальные обозначения, как на табл. I.

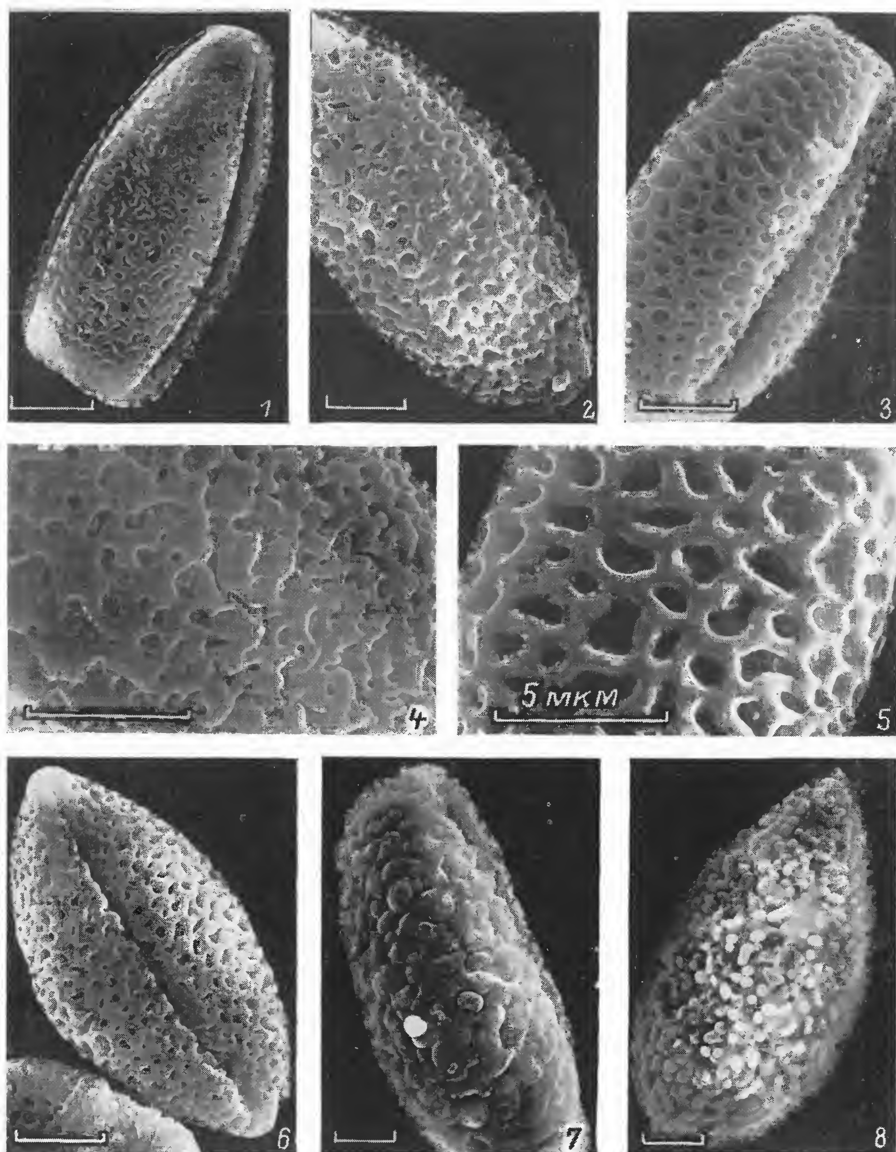


Таблица I. Пыльцевые зерна и скульптура экзины видов рода *Tofieldia*.

1 — *T. glutinosa*; 2, 4 — *T. pusilla*; 3, 5 — *T. glabra*; 6 — *T. calyculata*; 7 — *T. falcata*; 8 — *T. nepalensis*

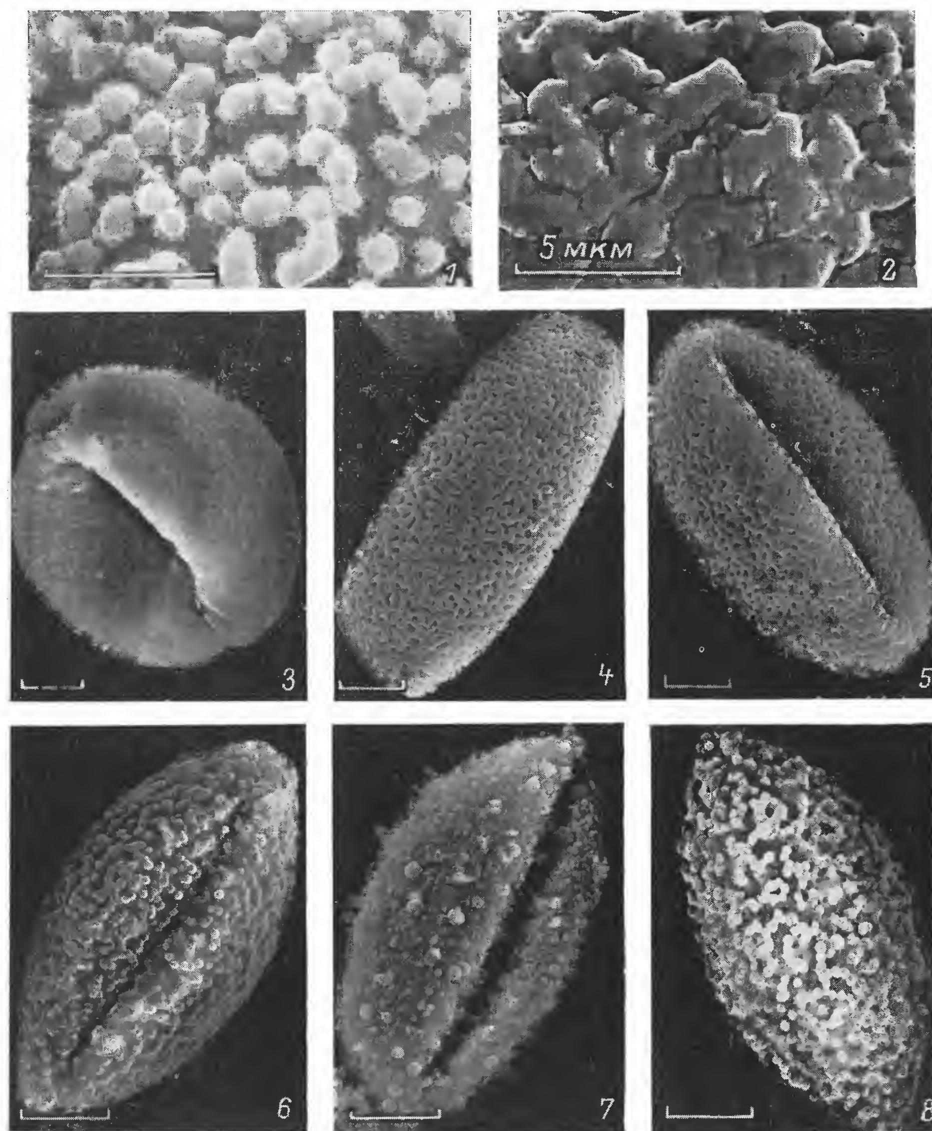


Таблица II. Пыльцевые зерна и скульптура экзины видов трибы *Tofieldeiae*.

1 — *Tofieldia nepalensis*; *2* — *T. falcata*; *3* — *T. pubens*; *4, 5* — *Pleea tenuifolia*; *6, 8* — *Japonolirion osense*; *7* — *Helonias bullata*.

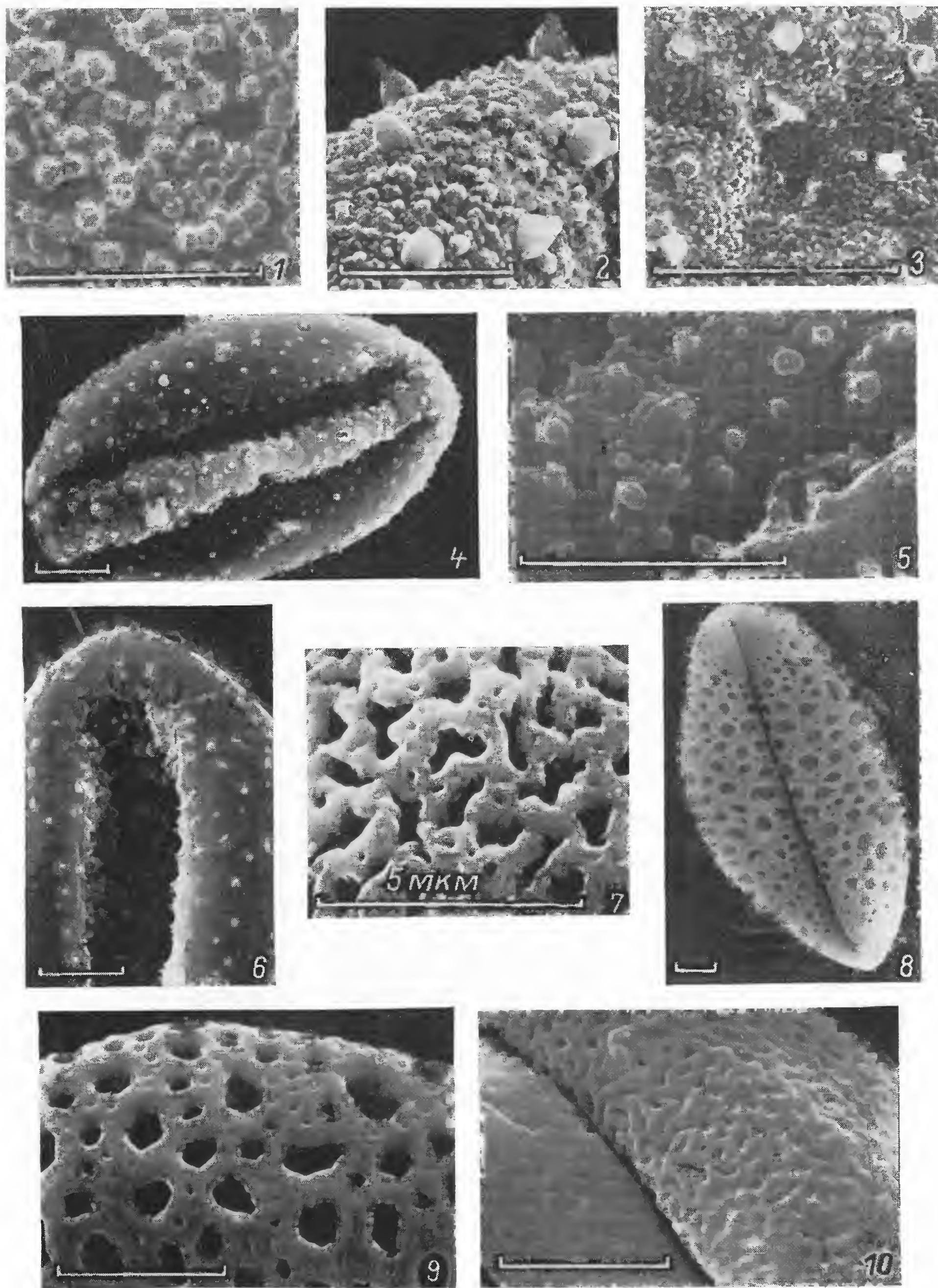


Таблица III. Пыльцевые зерна и скульптура экзины видов триб *Tofieldieae* и *Narthecieae*.

1 — *Japonolirion osense*; *2* — *Helonias bullata*; *3—5* — *Heloniopsis orientalis*: *4* — 2-бороздное пыльцевое зерно, *5* — скульптура бороздной мембраны; *6* — *Ypsilandra tibetica*; *7* — *Campynemanthe viridiflora*; *8*, *9* — *Campynema lineare*; *10* — *Narthecium balansae*, слева внизу участок гладкой бороздной мембраны.

К с. 1322

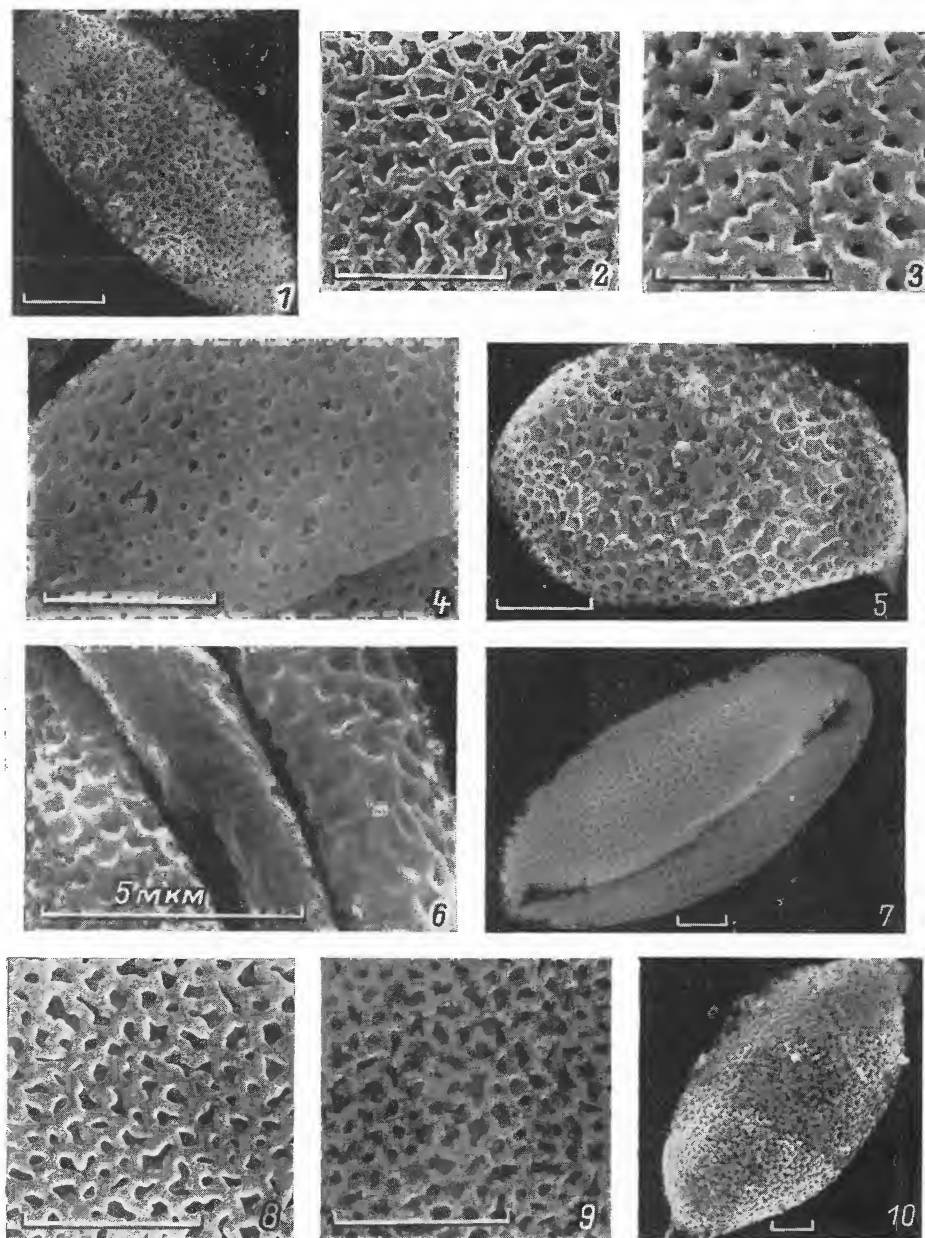


Таблица IV. Пыльцевые зерна и скульптура экзины видов триб *Narthecieae* и *Melanthieae*.

1, 2 — Narthecium americanum; 3 — Aletris foliata; 4 — A. aurea; 5, 6 — Metanarhecium luteo-viridis; 7, 9 — Lophiola aurea; 8 — Nietneria corymbosa; 10 — Stenanthium robustum.

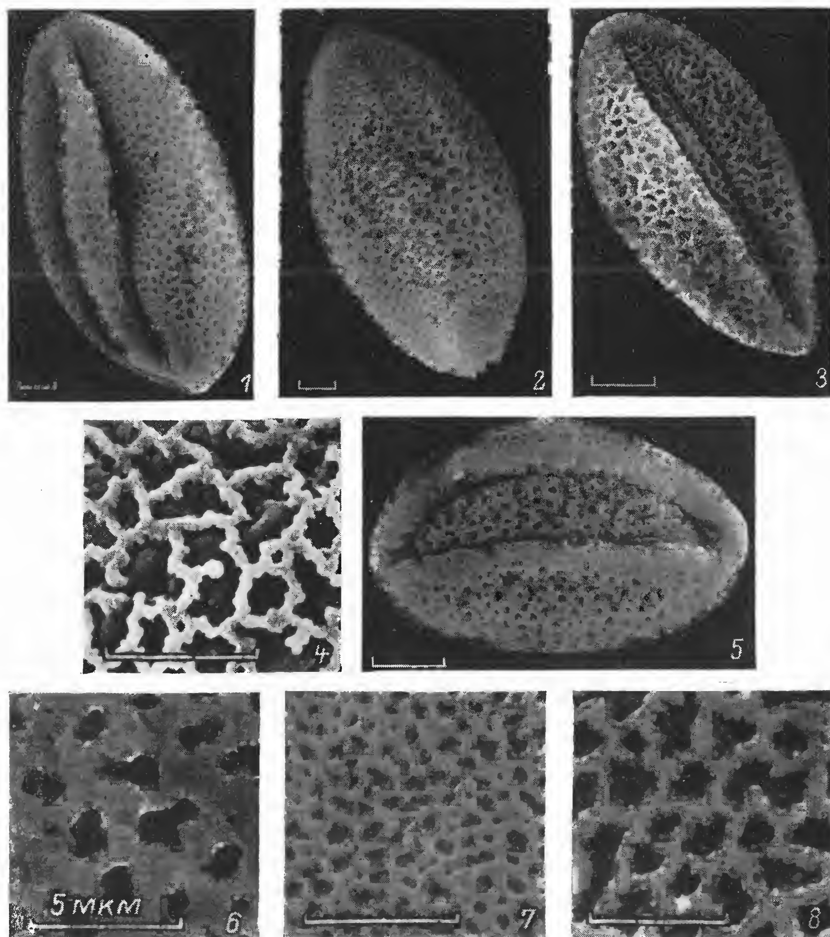


Таблица V. Пыльцевые зерна и скульптура экзины видов трибы *Melanthieae*.

1 — *Melanthium virginicum*, 2-бороздное пыльцевое зерно; *2* — *Stenanthium frigidum*; *3*, *4* — *S. sachalinense*; *5* — *Schoenocaulon tenuifolia*, в центре борозда с крышечкой; *6* — *Zigadenus glaberrimus*; *7* — *Z. venenosus*; *8* — *Z. glaucus*.

К с. 1326

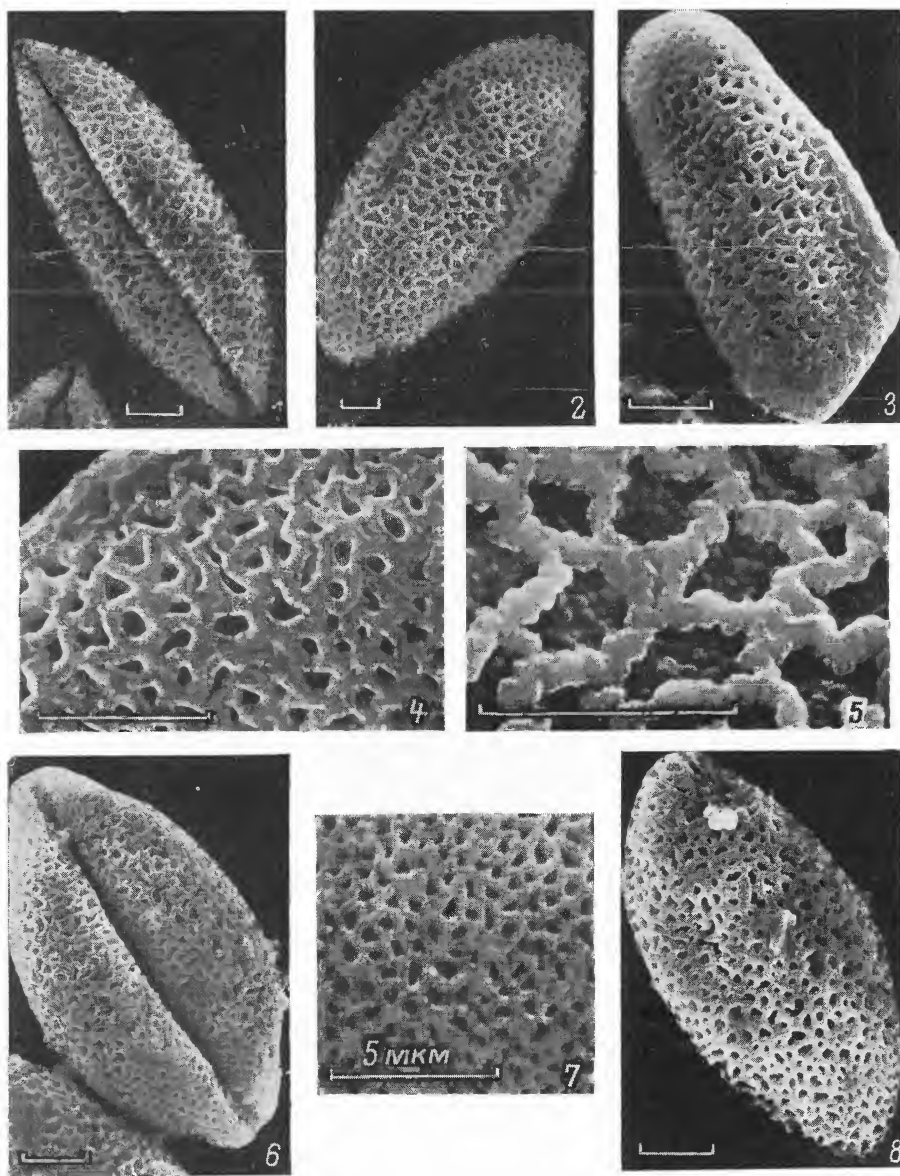


Таблица VI. Пыльцевые зерна и скульптура экзины видов трибы *Melanthieae* и рода *Protolirion*.

1, 2 — Veratrum speciosum; 3, 4 — V. officinalis; 5 — V. frigidum; 6 — Xerophyllum tenax; 7 — X. asphodeloides; 8 — Protolirion sakaraii.

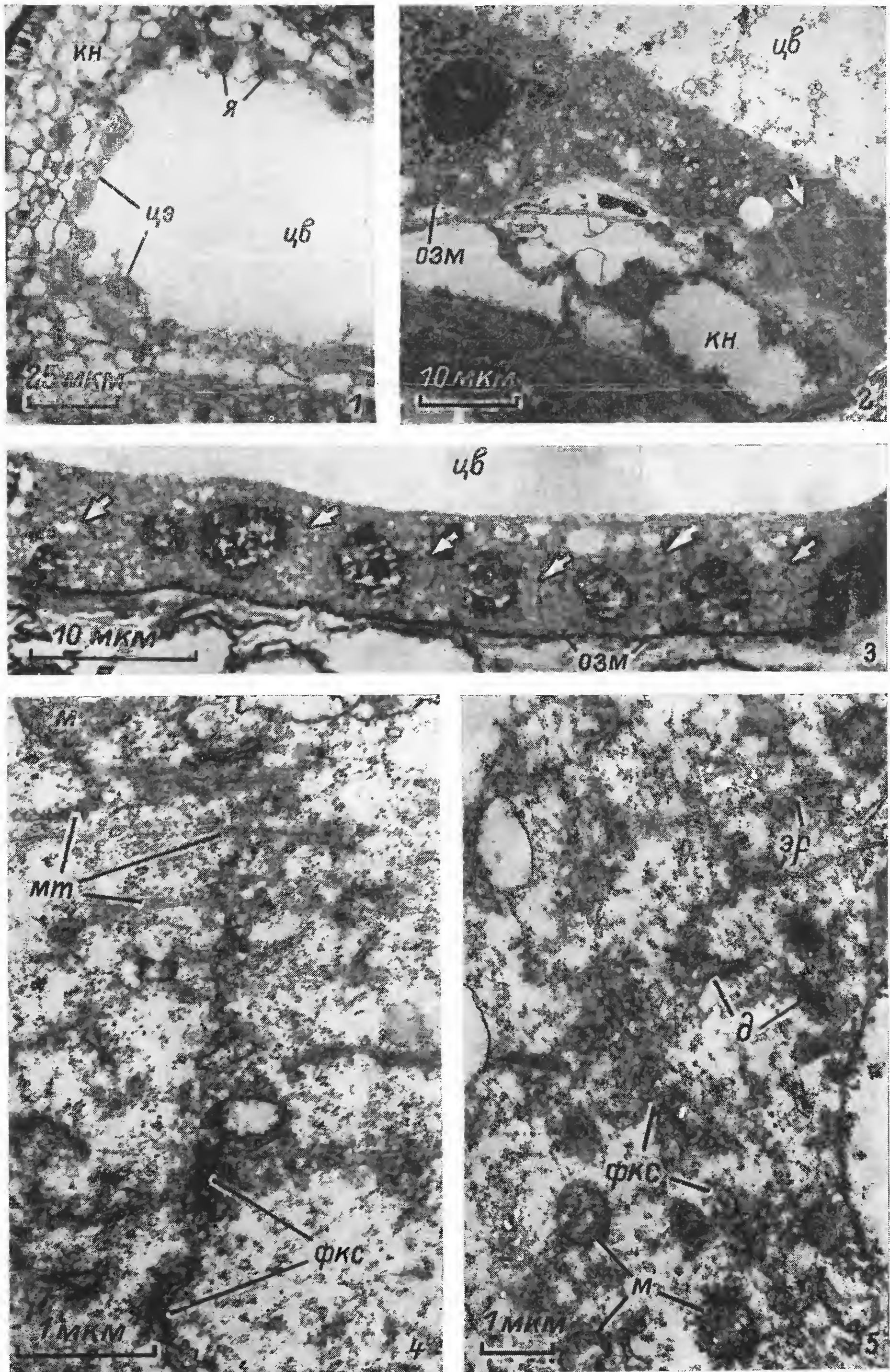
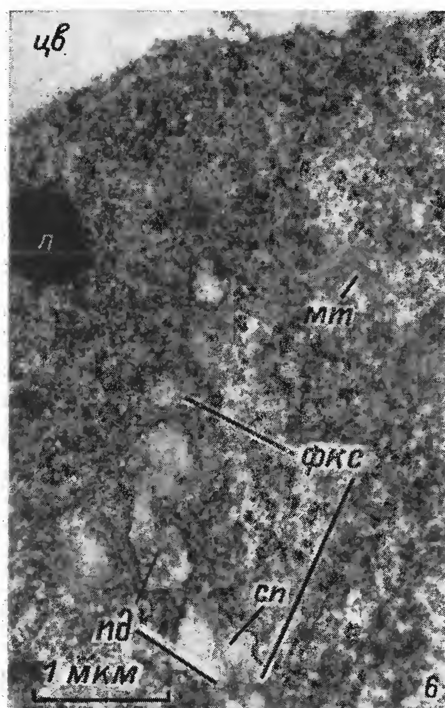
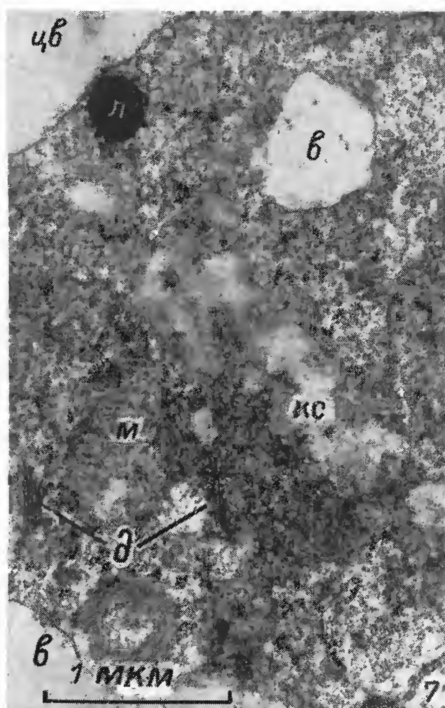
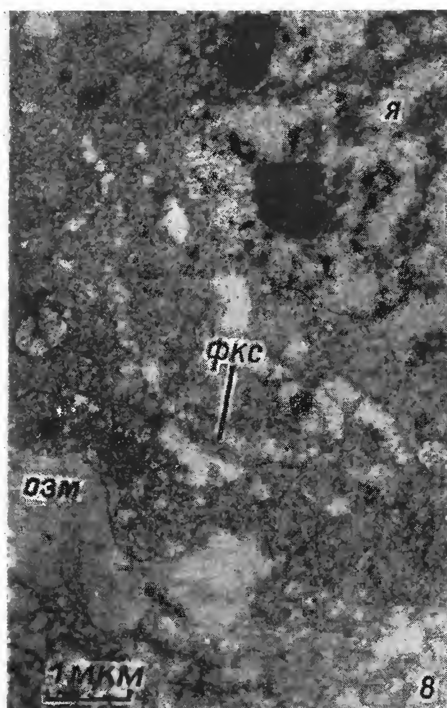


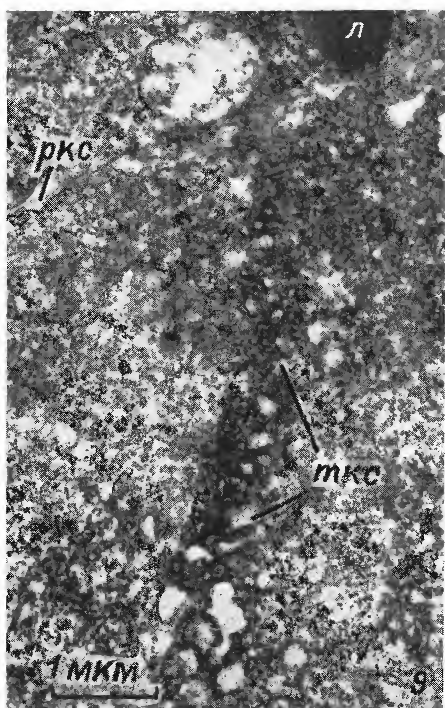
Таблица.

1 — участок поперечного среза завязи *Triticum aestivum* в 1-й день эндоспермогенеза; *кн* — клетки нуцеллуса, *цв* — центральная вакуоль, *цэ* — цитоплазма эндосперма, *я* — ядро. *2* — цитоплазма эндосперма в 1—2-й день эндоспермогенеза (латеральная область эндосперма); стрелкой отмечена формирующаяся клеточная пластинка, *озм* — оболочка зародышевого мешка. *3* — цитоплазма эндосперма, содержащая свободные ядра; халазальный район зародышевого мешка *Triticum aestivum* на 2-й день эндоспермогенеза; стрелками отмечены формирующиеся клеточные пластинки.

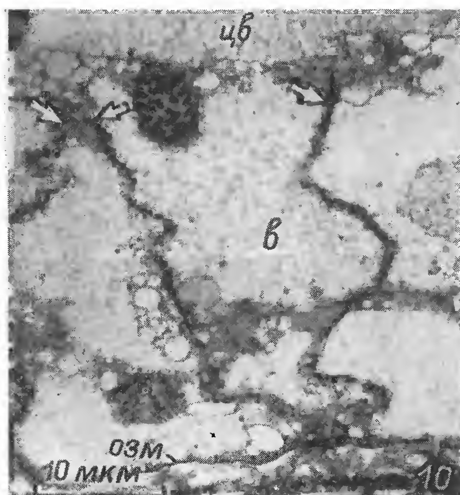


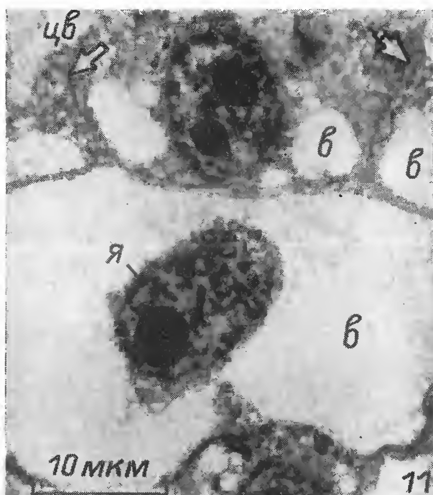




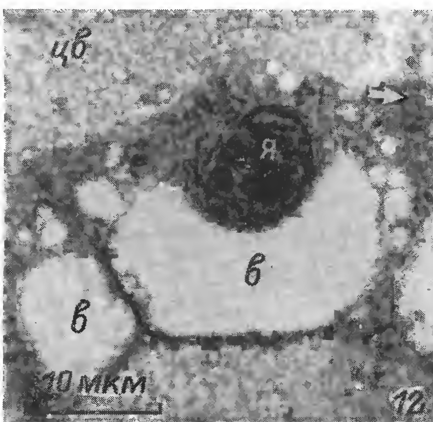


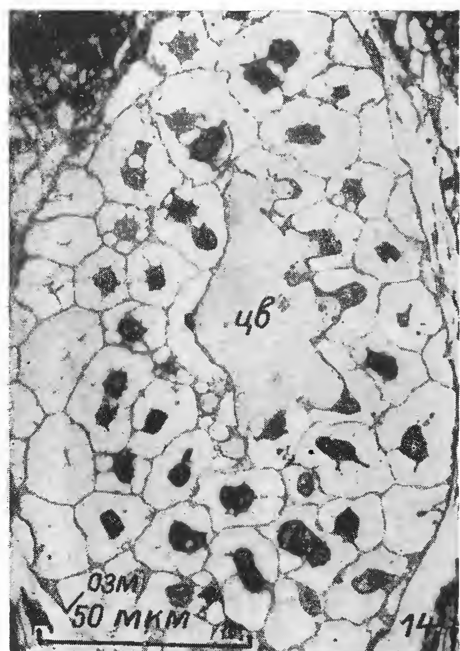
4—6 — формирующиеся радиальные клеточные стенки (*фкс*); *д* — диктиосома, *л* — липидная капля, *м* — митохондрия, *мт* — микротрубочки, *пд* — плазмодесмы, *сп* — срединная пластинка, *эр* — эндоплазматический ретикулум. *7* — участок радиальной клеточной стенки, приостановившей свое развитие во время формирования тангентальных клеточных пластинок; *в* — вакуоль, *кс* — клеточная стенка. *8* — формирующаяся радиальная клеточная стенка (*фкс*), один край которой смыкается с оболочкой зародышевого мешка, в то время как другой остается незамкнутым и продолжает свое формирование. *9* — участок эндоспермальной цитоплазмы, в котором происходит смыкание формирующейся тангентальной клеточной стенки с уже сформированной радиальной клеточной стенкой; *ркс* — радиальная клеточная стенка, *ткс* — тангентальная клеточная стенка.

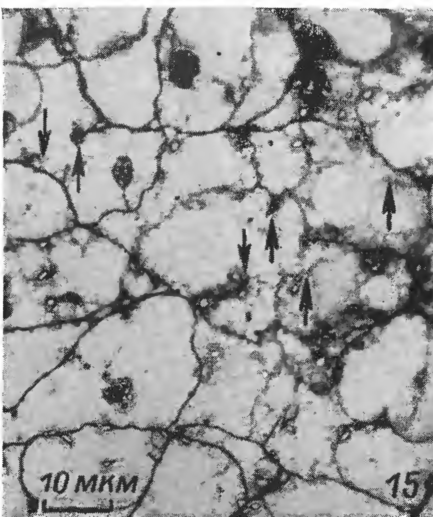












10—12 — поперечные срезы эндосперма, иллюстрирующие моменты формирования 1-го и 2-го слоев клеток; стрелками отмечены незамкнутые формирующиеся клеточные стенки. *13* — продольный срез 3—4-слойного эндосперма на 3-й день эндоспермогенеза. *14* — продольный срез эндосперма *Triticum aestivum* на 4-й день эндоспермогенеза перед исчезновением центральной вакуоли. *15* — центральный участок эндоспермальной ткани на 5-й день эндоспермогенеза после исчезновения центральной вакуоли; стрелками отмечены незамкнутые участки клеточных стенок.

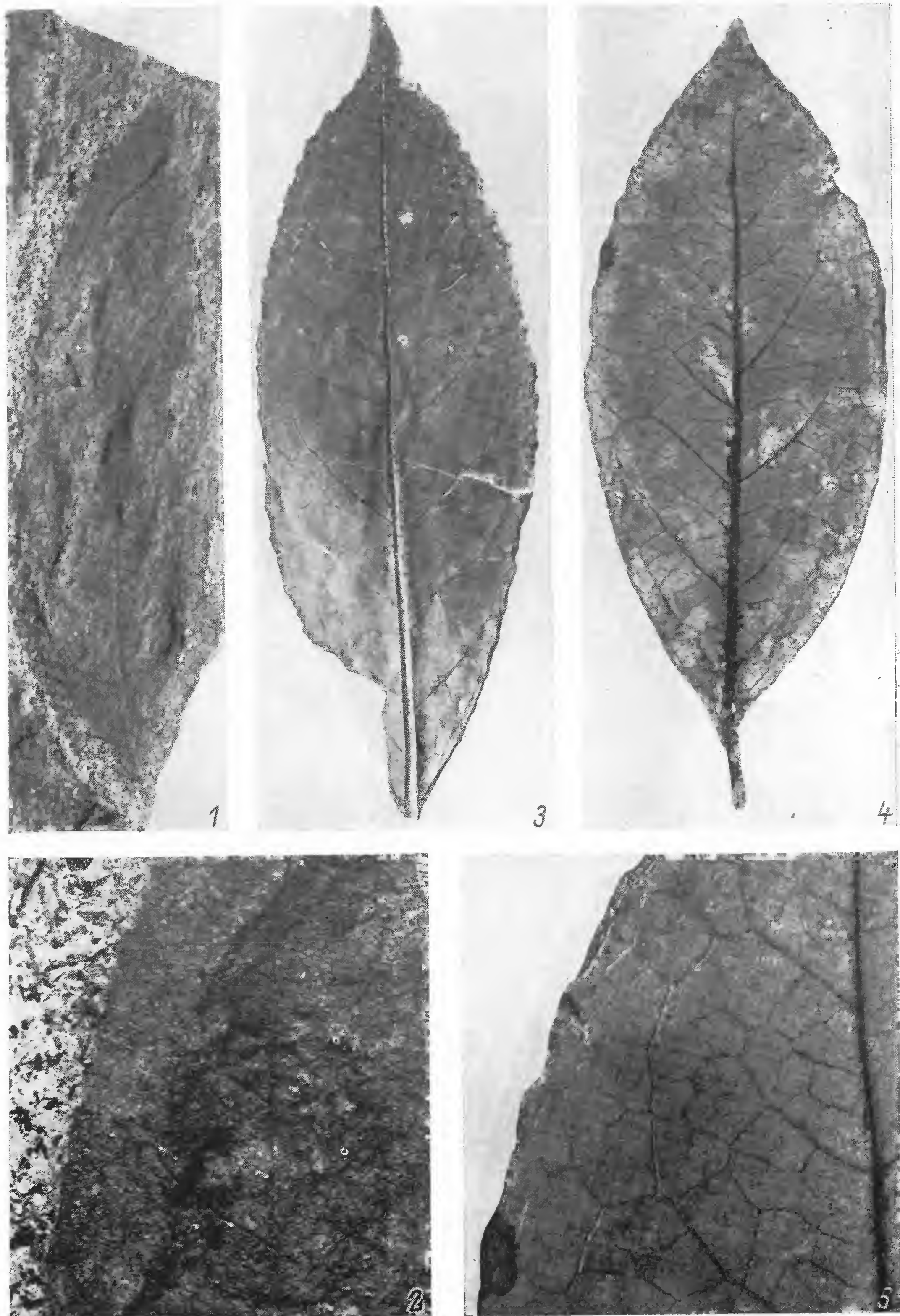


Таблица. *Symplocos ashutasica* (*1*, *2*), *S. spicata* (*3*) и *S. racemosa* (*4*, *5*).

1 — голотип, отп. 783а; *2* — то же, ×3, фрагмент края с прижатыми зубчиками; *3* — лист современного вида, Южный Китай; *4* — лист современного вида, Юго-Западный Китай; *5* — то же, ×3.

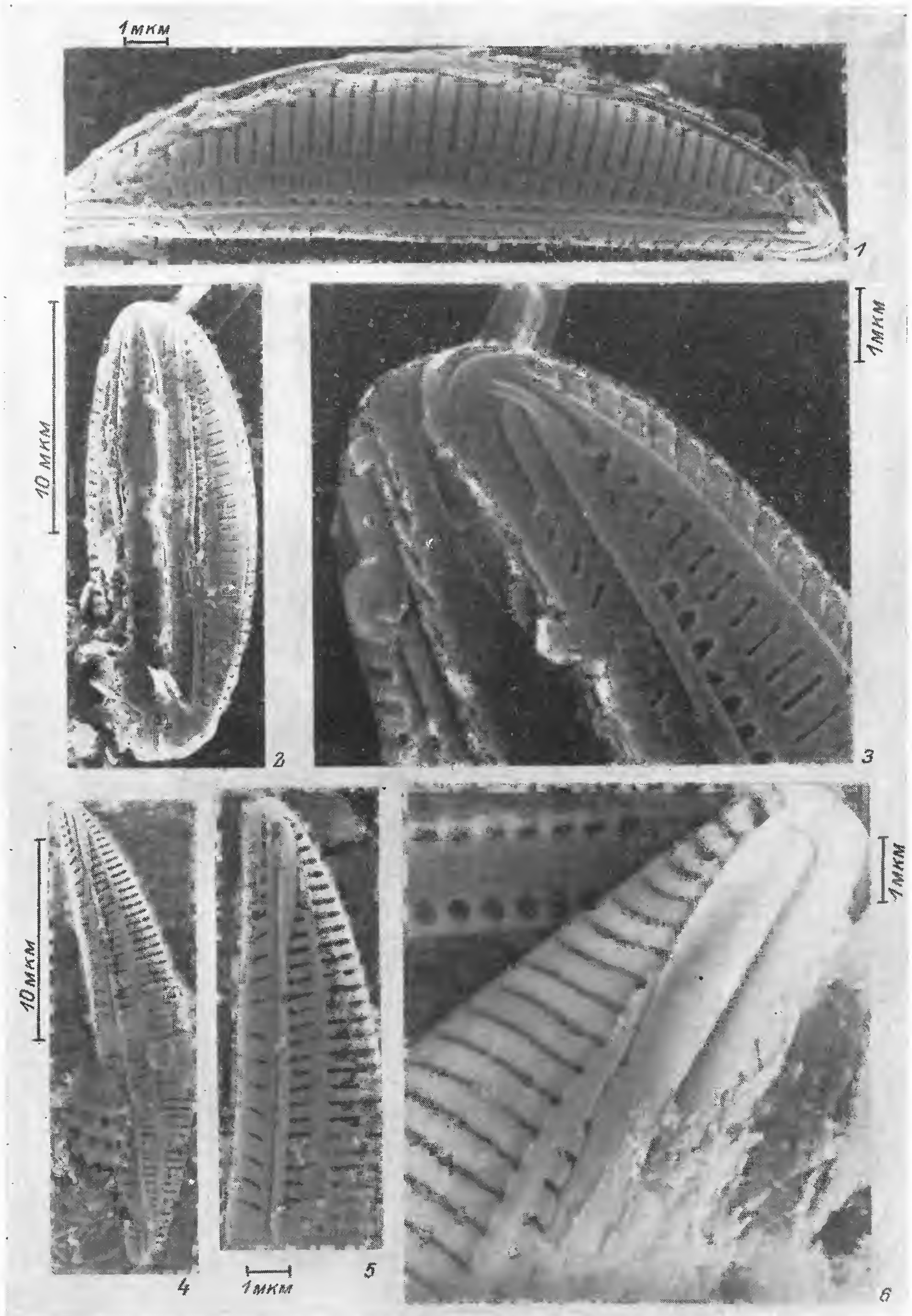


Таблица I.

1—3 — *Amphora makarovae* (СЭМ): структура створки (*1*) и панциря (*2*, *3*); *4*—*6* — *A. lydiae* (СЭМ): общий вид створки (*4*) и ее детали (*5*, *6*).

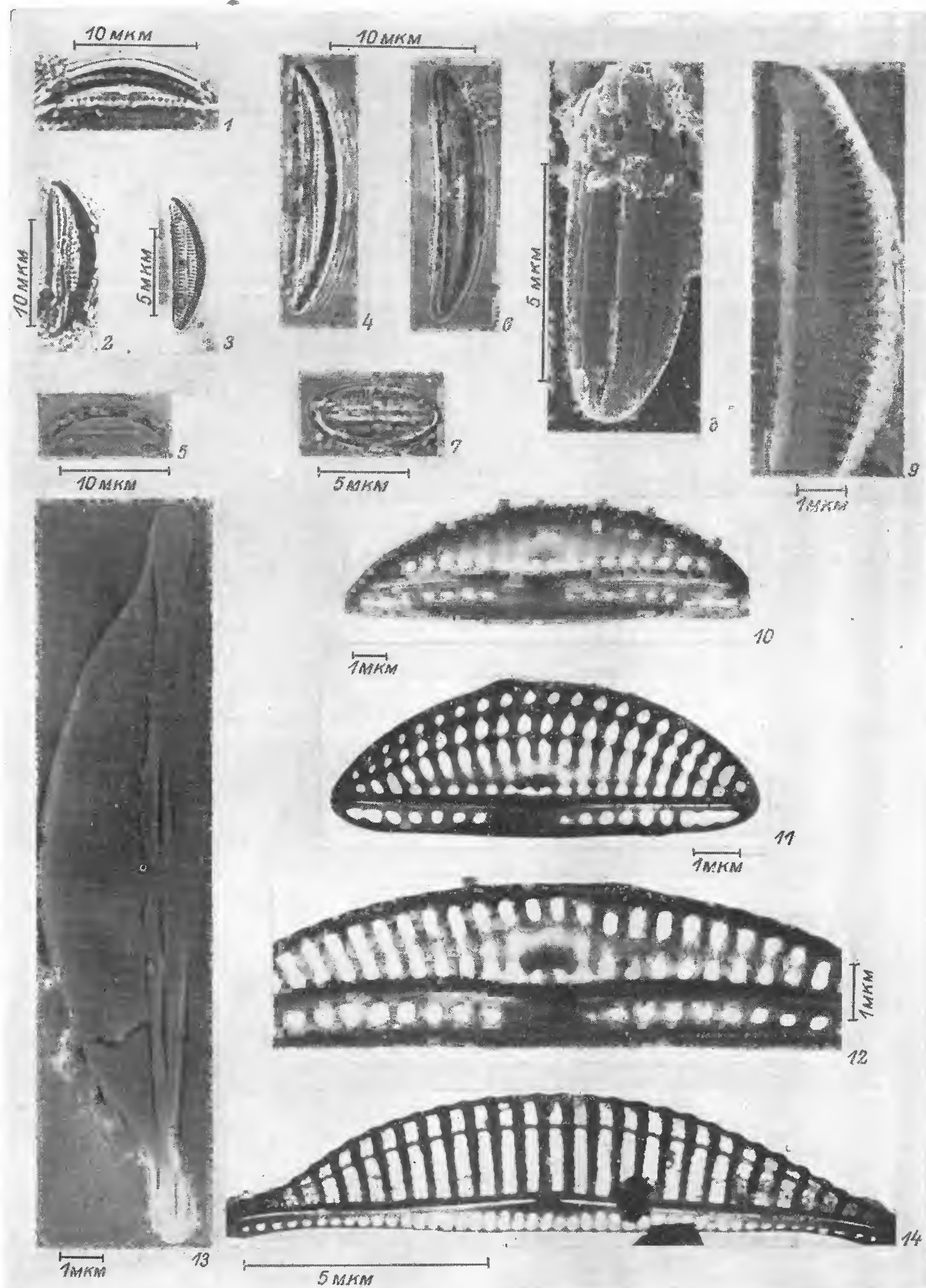


Таблица II.

1—12 — *Amphora proschkiniana*: структура створки и панциря в СМ (*1—7*), ТЭМ (*10—12*), СЭМ (*8*, *9*); *13* — *A. genkalii*, структура створки в СЭМ; *14* — *A. karajevae*, общий вид створки в ТЭМ.

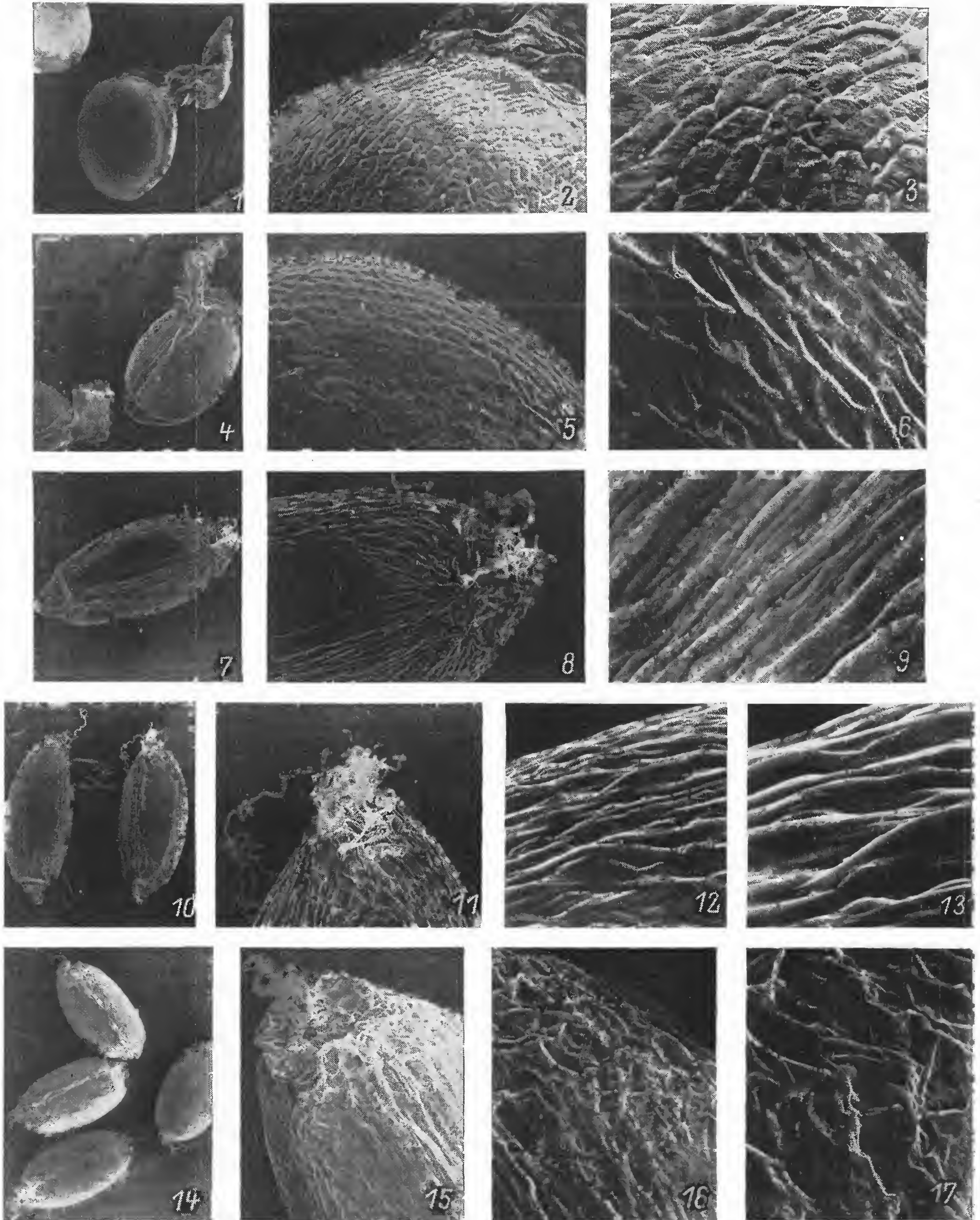


Таблица I. Структура поверхности семян видов рода *Luzula* секции *Pterodes*. — *Luzula pilosa* (*1—3*), *L. rufescens* (*4—6*); секции *Anthelaea* — *L. parviflora* (*7—9*), *L. wahlenbergii* (*10—13*), *L. tundricola* (*14—17*).

Увел.: ×25 (*1*), ×35 (*10*), ×40 (*4*, *14*), ×50 (*7*), ×150 (*2*, *5*, *8*, *11*), ×200 (*15*), ×500 (*3*, *6*, *12*, *16*), ×1000 (*9*, *13*, *17*).

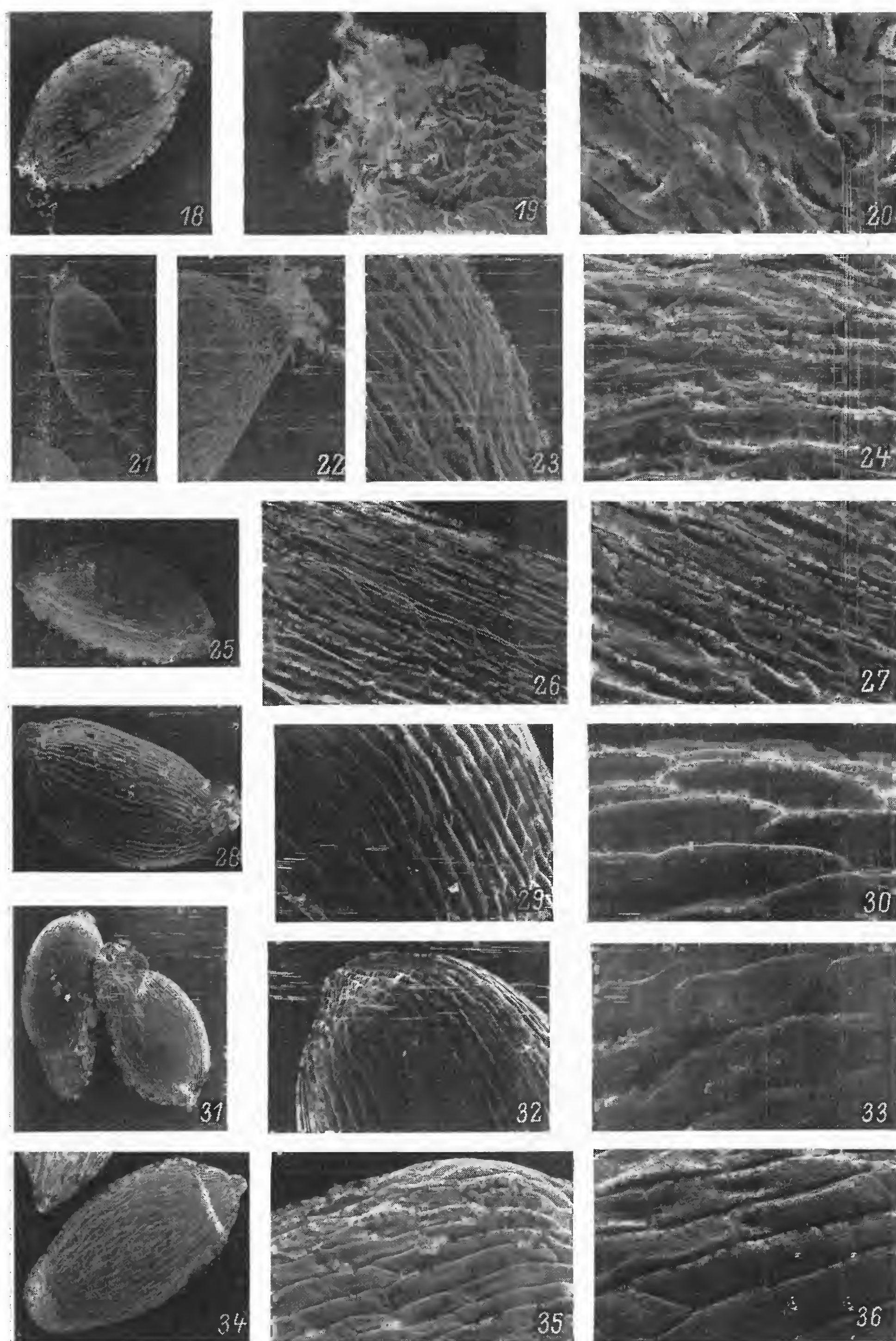


Таблица II. Структура поверхности семян видов рода *Luzula* секции *Anthelaea* — *Luzula camtschadalorum* (*18—20*), *L. confusa* (*21—24*); секции *Luzula* — *L. nivalis* (*25—27*), *L. sibirica* (*28—30*), *L. pallescens* (*31—33*), *L. spicata* (*34—36*).

Увел.: ×40 (*21*), ×50 (*31*), ×60 (*18*, *25*), ×85 (*28*), ×90 (*34*), ×150 (*19*, *22*), ×200 (*29*, *32*), ×500 (*23*, *26*, *35*), ×800 (*33*), ×1000 (*20*, *24*, *27*, *30*, *36*).

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 90 к.

Индекс
70056